

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. HERTWIG und **W. von WALDEYER-HARTZ**
in Berlin

Neunzigster Band

Zweites Heft

Mit 4 Tafeln und 5 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1917

Ausgegeben am 10. August 1917



GENERAL LIBRARY
DEC 23 1918
UNIV. OF MICH.

Inhalt.

Abteilung I.

Seite

Über die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges.

Von Carl Rabl. 261

Hierzu Tafel X—XIII und 5 Textfiguren.

*Die Herren Mitarbeiter des „Archivs für mikroskopische Anatomie“
erhalten 60 Sonderabdrücke umsonst. Weitere gewünschte Exemplare
werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.*

Über die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges.

Von
Carl Rabl.

Hierzu Tafel X—XIII und 5 Textfiguren.

In der Diskussion zu dem Vortrage M. v. Lenhosséks über „Die Entwicklung und Bedeutung der Zonula ciliaris“ auf der Anatomen-Versammlung in Leipzig im April 1911 sagte ich: „Meine Auffassung der Entwicklung des Glaskörpers und der Zonula steht zu derjenigen v. Lenhosséks in diametralem Gegensatz. Nach meinen Untersuchungen halte ich, wie jetzt wohl die Mehrzahl der Anatomen, den Glaskörper und die Zonula für Produkte der Augenblase, also für Gebilde, die genetisch und anatomisch aufs innigste mit der Retina zusammengehören. Damit hängt aber zugleich meine morphologische Auffassung des ganzen Auges zusammen.“

Ich halte das Auge der Wirbeltiere, auch in seinem entwickelten Zustande, für einen zu einem Sinnesorgan umgebildeten Hirnlappen, in den von aussen her die Linse eingesenkt ist. Dass das Auge junger Embryonen — die primäre Augenblase oder auch noch die daraus hervorgehende sekundäre Augenblase oder der Augenbecher — einen Hirnlappen vorstellt, ist allgemein bekannt. Bonnet spricht daher in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte mit Recht von einem „Sehlappen oder Ophthalmencephalon“ und einem „Sehventrikel“ junger Embryonen. Während man aber früher den Glaskörper von aussen her in den Augenbecher einwachsen und also mesodermalen Ursprungs sein liess und über die Entstehung der Zonula überhaupt nichts auszusagen wusste, haben die neueren Untersuchungen (von denen v. Lenhosséks abgesehen) gezeigt, dass Glaskörper und Zonula aus der Augenblase stammen und genetisch und anatomisch zur Retina gehören. In der Tat ist der Glaskörper nichts anderes als eine in bestimmter Weise differenzierte Glia; er gehört so innig zu der Pars optica

retinae, dass man sagen kann, beide — Pars optica retinae und Glaskörper — bilden eine anatomische und genetische Einheit. Und in ähnlicher Weise sind die Zonulafasern als Gliafasern aufzufassen, hervorgegangen aus basalen Ausläufern der Zellen der inneren Lamelle der Pars ciliaris retinae. Auch sie sind also Differenzierungsprodukte der Augenblase.

Mit der Auffassung, dass Retina, Glaskörper und Zonula und selbstverständlich auch das gleichfalls aus der Augenblase entstehende Pigmentepithel Teile eines spezifisch umgebildeten Hirnlappens sind, stimmen auch der Bau und die Entwicklung des N. opticus überein. Der Opticus ist kein Nerv, wenigstens kein Nerv im gewöhnlichen Sinne des Wortes, sondern eine Leitungsbahn, eine Bahn, die den zum Auge umgebildeten Hirnlappen mit den anderen Teilen des Gehirns in Verbindung setzt. Genau so wie sonst den markhaltigen Nervenfasern und den aus ihnen bestehenden Leitungsbahnen der nervösen Zentralorgane fehlt auch den Fasern des Opticus das Neurilemm, und es finden sich statt der Schwannschen Scheiden Gliazellen, die mit ihren Fortsätzen die Nervenfasern umspinnen. Der Opticus verhält sich also auch histologisch genau so wie eine Leitungsbahn des Zentralnervensystems und stellt sich in scharfen Gegensatz zu den peripherischen Nerven.

Aber auch in Beziehung auf ihre Hüllen stimmen Auge und Opticus mit dem Gehirn überein. Bekanntlich setzt sich die Dura als Duralscheide auf den Opticus und von da als Sklera aufs Auge fort. Und ebenso müssen Arachnoideal- und Pialscheide des Opticus und Tunica vasculosa des Auges als Fortsetzungen der Leptomeningen des Gehirns betrachtet werden. — Endlich darf vielleicht auch in der Gefässversorgung des Auges eine Übereinstimmung mit dem Gehirn erblickt werden. Die Carotis interna ist bekanntlich Carotis cerebralis und nun versorgt ihr erster nennenswerter Ast, die A. ophthalmica, einen zu einem Sinnesorgan umgebildeten Hirnlappen.“

Ich wiederhole diese Worte aus jener Diskussion, weil die Erfahrung lehrt, dass das, was im Anschluss an den Vortrag eines anderen gesagt wird, bald vergessen ist und von niemandem gelesen wird. — Ich weiss nicht, ob mich v. Lenhossék richtig verstanden hat; jedenfalls ging dies aus seiner Antwort nicht hervor. Er hielt es für notwendig, mich darauf aufmerksam zu

machen, dass „die Auffassung der Augenblase und der daraus hervorgehenden Netzhaut als eines an die Peripherie verlagerten Hirnteiles und ebenso des Sehnerven als einer Hirnkommissur sich wohl mit der allgemein herrschenden, von niemandem angefochtenen Anschauung decke“. Ich will diese Liebenswürdigkeit gern erwidern, indem ich Herrn v. Lenhossék und wer sich sonst etwa noch für die Geschichte unserer Wissenschaft interessieren sollte, darauf aufmerksam mache, dass schon C. E. v. Baer gewusst hat, dass sich das Auge aus dem Vorderhirnbläschen entwickelt; der daraus zu ziehende Schluss war selbstverständlich. Im ersten Teil seines Hauptwerkes, der bekanntlich im Jahre 1828 erschienen ist, heisst es auf S. 23 und 24: „Die vorderste dieser Zellen (sc. der Hirnzellen), oder diejenige, welche die vorderste war, umschliesst in späterer Zeit die Schenkel des Grosshirns und die Sehhügel. Die enge runde Gestalt, welche sie im ersten Erscheinen hat, verändert sie schon um die 30. Stunde, indem sie im hinteren Teile ihres Umfanges sich erweitert hat und nach vorn sich etwas zuspitzt. Diese seitliche Ausdehnung des hinteren Teiles nimmt ziemlich rasch zu und treibt zu beiden Seiten rundliche Erhöhungen hervor, die ersten Anfänge der Augen.“ Es dürfte wohl überflüssig sein, auch noch Belegstellen aus Rathke, Remak, Bischoff, Reichert usw. anzuführen, welche zeigen würden, dass sie alle über die Beziehungen der Augenblasen zum Gehirn schon gut unterrichtet waren. Ich bin übrigens v. Lenhossék für seine Belehrung sehr dankbar, wenn sie auch vielleicht seinen Schülern gegenüber besser angebracht gewesen wäre.

v. Lenhossék spricht von der Auffassung der Augenblase und der daraus hervorgehenden Netzhaut als eines an die Peripherie verlagerten Hirnteiles; darum allein handelt es sich aber nicht. Es handelt sich vielmehr darum, dass die Netzhaut mit Inbegriff des Tapetum nigrum, des Glaskörpers und der Zonula eine morphologische und genetische Einheit bildet, dass der Glaskörper und die Zonula als Glia mit der Retina zusammengehören und ebenso Produkte der Augenblase sind, wie die Retina selbst.

v. Lenhossék meint ferner, es gehe nicht an, spezielle Fragen, wie die Entwicklung des Glaskörpers und der Zonula, „aus allgemeinen Prinzipien heraus“, wie den Beziehungen zwischen Augenblase und Hirn, „deduktiv entscheiden zu wollen“. In diesen Worten liegt eine Entstellung des tatsächlichen Sachverhaltes.

Meine Auffassung des Glaskörpers und der Zonula gründet sich nicht auf eine „Deduktion aus allgemeinen Prinzipien“, sondern auf beobachtete Tatsachen. Übrigens brauche ich sie wohl nicht noch eingehend zu rechtfertigen, nachdem ich mich schon an anderem Orte (Anat. Anz. 1903) darüber geäußert habe. v. Lenhossék hat die Ansicht aufgestellt, dass der Glaskörper ein Produkt der Linse sei; ob diese Auffassung ausser etwa von seinem Schüler v. Szily auch sonst noch von jemand geteilt wird, ist mir nicht bekannt. —

Die vorliegende Abhandlung führt den Gedanken, den ich in der erwähnten Diskussion zum Ausdruck brachte und der eigentlich schon in meiner Monographie über den Bau und die Entwicklung der Linse, sowie in dem kleinen Aufsatz über die Entwicklung des Glaskörpers enthalten war, noch weiter aus. Die hier mitgeteilten Tatsachen kenne ich zum grössten Teile schon, seitdem ich in den Jahren 1900 und 1901 die Figuren zu meiner Arbeit über die Entwicklung des Gesichtes (1902) zusammengestellt habe; ich sah mich damals veranlasst, einen grossen Teil der dort abgebildeten Köpfe von Säugetierembryonen in Sagittalseerien zu zerlegen. Genauer aber habe ich den Gegenstand erst seit etwa 10 Jahren verfolgt.

I. Säugetiere.

Ich habe die Entwicklung der Retina, soweit die Säugetiere in Betracht kommen, beim Kaninchen, Schaf, Hund, Schwein und Menschen untersucht. Am vollständigsten sind meine Untersuchungen in Beziehung aufs Kaninchen; ich werde mich daher zunächst an diese halten.

1. Kaninchen. Die erste Andeutung einer Augenanlage ist vielleicht schon bei Kaninchenembryonen mit zwei bis drei Urwirbeln vorhanden. Solche Embryonen pflegen 8 bis 8½ Tage alt zu sein: wie sie im Flächenbilde aussehen, ist aus den Figuren 12 bis 15 der 4. Tafel meines Buches über „Ed. v. Beneden und den gegenwärtigen Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme 1915“ dargestellt. Sicher fühle ich mich übrigens in der Deutung der von solchen Embryonen erhaltenen Querschnittsbilder, soweit die Anlage der Augen in Betracht kommt, nicht. Auch bei einem Embryo mit vier vorn und hinten scharf begrenzten Urwirbeln, wie ein solcher in Fig. 16 jener Arbeit abgebildet

ist, kann man vielleicht noch nicht von Augenanlagen sprechen. Solche sind aber bei einem Embryo von sechs bis sieben Urwirbeln, der 8 Tage 22 Stunden alt war, ganz sicher vorhanden. Hier kann an der richtigen Deutung nicht gezweifelt werden. Hirn- und Rückenmarksröhr sind noch in der ganzen Ausdehnung offen, wenn auch der Verschluss auf den Querschnitten, welche das Herz und weiter hinten die vordere Hälfte der Urwirbelregion treffen, durch die Annäherung der beiden Medullarplatten schon vorbereitet ist. Die Vorderhirnplatten sind zu dieser Zeit noch flächenhaft ausgebreitet; sie sind stark dorsalwärts vorgewölbt und in der Mitte durch eine breite Furche getrennt; lateral von der Vorwölbung senkt sich eine ungefähr trichterförmige Grube ein — eben die erste Anlage der Augenblase. Die laterale Wand dieser Grube ist etwas dünner als die direkt in die Vorwölbung übergehende mediale. Die Bilder erinnern an die von Keibel vom Schwein beschriebenen und ausserdem an einem Plattenmodell zur Darstellung gebrachten; nach Keibel sind aber die Gruben beim Schwein erst im Stadium von neun bis zehn Urwirbeln zu sehen; ein Embryo von sieben Urwirbeln zeigte davon noch keine Spur. Demnach tritt die Augenblase, vorausgesetzt, dass die Beobachtung Keibels richtig ist, beim Kaninchen etwas früher auf als beim Schwein; wenigstens soweit bei der Bestimmung des Alters die Zahl der Urwirbel in Betracht kommt. Auch war bei dem Keibelschen Embryo das Medullarrohr schon in grosser Ausdehnung geschlossen und nur vorn und hinten noch offen; also auch in dieser Hinsicht war der Embryo weiter entwickelt, als Kaninchenembryonen von sechs bis sieben Urwirbeln.

In den von Charles Minot und Ewing Taylor bearbeiteten Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Kaninchens (1905) heisst es von einem Kaninchenembryo von $8\frac{1}{2}$ Tagen: „Externally 5 fully formed segments visible.“ Ein 2. Embryo solchen Alters hatte sechs bis sieben und ein dritter ungefähr neun Urwirbel. Bei der Beschreibung eines Embryo dieses Alters, dessen Urwirbelzahl aber leider nicht angegeben ist, werden die Augenanlagen erwähnt, wobei aber der Bemerkung ein Fragezeichen angehängt wird; die Stelle lautet: „Anlagen of optic vesicles in lateral parts of cephalic end of raised medullary plate?“ Erst von einem Embryo von 9 Tagen heisst es: „Primary optic vesicles distinct, though small; open widely into medullary tube, which is open

dorsally. They form the entire lateral boundary of medullary tube at point of connection. Ventral wall of vesicle thicker, than dorsal.“ Diese Bemerkungen stimmen nur zum Teil mit meinen Beobachtungen jüngster Augenanlagen überein; anderen Teiles, und dies gilt namentlich von der letzten Angabe, lassen sie sich aber nur mit meinen Beobachtungen an erheblich älteren Embryonen in Einklang bringen.

Nachdem einmal die ersten Anlagen der Augen gebildet sind, schreitet ihre weitere Entwicklung sehr rasch fort. Bei einem Embryo mit sieben vorn und hinten scharf begrenzten Urwirbeln, also in einem dem vorigen sehr nahe stehenden Stadium, haben sich die Randteile der Vorderhirnplatten, die zu den Augengruben eingesenkt sind, erhoben, so dass die Wand der Grube, die früher die laterale war, nunmehr zur oberen geworden ist. Immerhin sind aber die Ränder der beiden Hirnfalten noch sehr weit voneinander getrennt, die Spalte zwischen ihnen also noch sehr gross. Das Nervenrohr war übrigens bei diesem Embryo schon eine Strecke weit geschlossen; der Verschluss begann in der Gegend der hinteren Hälfte des noch paarigen Herzschlauches und erstreckte sich über die vordersten Urwirbel. Weiter hinten war das Rohr noch offen.

Bei einem Embryo mit neun scharf begrenzten Urwirbeln, zu welchen noch ein vorderster, kranialwärts nicht scharf begrenzter, sondern hier ins unsegmentierte Mesoderm übergehender zehnter kam, ist das Hirnrohr mit Ausnahme des vorn und unten zwischen den Augenblasen gelegenen, sogenannten vorderen Neuroporus geschlossen. Während die beiden Herzanlagen eines Embryo mit acht scharf begrenzten Urwirbeln sich im Zusammenhang mit der fortschreitenden Abhebung des Kopfes vom Dottersack zwar schon einander genähert haben, aber noch nicht verschmolzen sind, haben sich bei einem Embryo mit zehn scharf begrenzten Urwirbeln nur die äusseren Herzhäutchen vereinigt, wogegen die inneren, wenn auch nur in geringer Ausdehnung, noch voneinander getrennt sind. Diese beginnen sich erst bei Embryonen mit zwölf Urwirbeln zu vereinigen, indem das Septum, welches die Lumina der beiden Endothelröhren voneinander trennt, an mehreren, aber nicht an vielen Stellen, durchbrochen wird. Die Vereinigung der beiden Lumina ist auch bei einem Embryo mit 13 Urwirbeln noch von geringer Ausdehnung.

An Sagittalschnittserien durch Embryonen dieses Alters kann man sehen, dass die Augenblasen mit der rasch fortschreitenden Abhebung des Kopfes vom Dottersack eine Stellungsänderung erfahren, die natürlich mit der sich ausbildenden Kopfkrümmung Hand in Hand geht. Bei einem Embryo mit neun Urwirbeln stellen sie auf solchen Schnitten plattgedrückte Blasen mit einer vorderen, oberen, dünneren und einer hinteren, unteren, dickeren Wand dar. Die ganze Blase ist schief von hinten oben nach vorn unten gerichtet und in derselben Richtung zieht natürlich auch das sehr enge, spaltförmige Lumen.

Bei einem Embryo mit zwölf Urwirbeln steht die Blase nahezu senkrecht, mit dem oberen Ende etwas nach vorn, mit dem unteren etwas nach hinten gerichtet. Die vordere Wand der Blase ist noch etwas dünner als die hintere, das Lumen beträchtlich weiter. Bei einem Embryo mit 13 Urwirbeln hat sich der Kopf noch mehr nach unten gebogen und in den Dottersack hineingesenkt und infolgedessen stehen die Augenblasen, auf die späteren Verhältnisse bezogen, mit ihrem längsten Durchmesser fast senkrecht; ihre beiden Wände, die vordere und hintere, sind gleich dick und das Lumen beginnt oval zu werden.

Embryonen mit 12—13 Urwirbeln sind ungefähr 9 Tage alt. Die Anlage des Gehörorganes stellt bei ihnen noch eine seichte, aber schon deutlich erkennbare Grube dar. Bei etwas älteren Embryonen, solchen mit 15—16 Urwirbeln, ist das Gehörgrübchen schon tiefer, aber immer noch sehr weit offen. Es sieht ungefähr so aus wie beim Embryo des Stadiums I, Taf. X, in meiner Arbeit über „die Entwicklung des Gesichtes“ 1902. Der dort abgebildete Embryo war 9 Tage 3 Stunden alt; ich besitze drei Serien von Embryonen dieses Stadiums. — Von den jüngsten, im vorhergehenden kurz notierten Stadien der Augenentwicklung habe ich keine Zeichnungen angefertigt und zwar einerseits deshalb nicht, weil ich die ohnedies schon grosse Zahl derselben nicht noch vermehren wollte, andererseits, weil der Hauptgegenstand der vorliegenden Arbeit nicht die frühesten Stadien der Augenentwicklung betrifft.

Der jüngste Embryo, von dem ich auf Taf. X, Fig. 1 aus einer Sagittalschnittserie einen Schnitt durch das Auge der linken Seite abgebildet habe, war 9 Tage 7 Stunden alt, hatte noch ein weit offenes Gehörbläschen und stand ungefähr auf der Stufe

des Embryo II des angeführten Tafelwerkes. Schnitte aus Sagittalschnittserien treffen bei jungen Embryonen die Augen, da diese rein seitlich liegen, fast genau äquatorial; erst bei älteren Embryonen, bei denen die Augen etwas nach vorn rücken und deren Augenachsen daher einen nach vorn offenen stumpfen Winkel miteinander einschliessen, ändert sich dieses Verhältnis, und Sagittalschnitte durch den Kopf treffen die Augen in schiefer Richtung. Bei Embryonen von sechs bis zehn Urvirbeln liegt das Ektoderm der Augenblase direkt an, bei ganz jungen Embryonen, solchen mit sechs und sieben Urvirbeln, stossen die Augengruben nach unten oder nach unten und aussen mit ihrem Boden an das Ektoderm an. Aber schon bei Embryonen mit zwölf Urvirbeln schiebt sich zwischen die Augenblasen und das ganz dünne, über sie hinwegziehende Ektoderm Mesodermgewebe ein und mit diesem dringen zugleich auch Gefässe ein. Dieses Verhalten ändert sich erst später wieder, sobald sich die Linsenplatte zu bilden beginnt. Bei den jüngsten Embryonen mit eben bemerkbarer Linsenplatte sind nur einige wenige, zerstreute, spindelförmig ausgezogene Mesodermzellen, aber keine Gefässe mehr zwischen Ektoderm und Aussenwand der Augenblase vorhanden und noch später sind auch diese Zellen verschwunden. Ich habe darüber in dem 3. Teil meiner Arbeit über den Bau und die Entwicklung der Linse (Zeitsch. f. w. Zool., Bd. 67, 1900) ausführlich berichtet und die betreffenden Querschnittsbilder mitgeteilt. An einem Embryo, der gleich weit entwickelt war, wie der Embryo des Stadiums II des Tafelwerkes oder der Embryo, dem der Schnitt entnommen ist, den ich auf Taf. X, Fig. 1 abgebildet habe, zählte ich 17 scharf begrenzte Urvirbel, wozu noch als 18. oder vorderster in der Reihe der erste, nach vorn offene metaotische Urvirbel kam. Die Augenblase zeigt auf Sagittalschnitten eine etwas unregelmässige ovale Form, hat ein weites Lumen und ihre Wände sind überall von nahezu derselben Dicke. Ich orientiere sie so, dass ihr längster Durchmesser senkrecht steht oder nur sehr wenig nach unten und vorn abweicht. Die Innenfläche der Blase ist glatt, die Aussenfläche dagegen ganz unregelmässig höckerig, ja geradezu wie aufgefranst, was dadurch zustande kommt, dass die Zellen zahlreiche pseudopodienartige Fortsätze ausschicken, die mit den Fortsätzen der umgebenden Mesodermzellen in Verbindung zu treten scheinen. Dasselbe habe ich auch an Querschnittserien

durch zwei gleichalterige und gleich weit entwickelte Embryonen gesehen. Unmittelbar dem Lumen der Blase genähert, beobachtet man eine grosse Zahl von Teilungsfiguren, wie solche auch sonst an der Innenfläche des Hirnrohres, wenn auch nicht überall in gleicher Menge, zu sehen sind. Es verdient erwähnt zu werden, dass schon jetzt, geradeso wie in späteren Stadien, im Hirn- und Medullarrohr die Mitosen sehr viel häufiger sind und dichter nebeneinanderstehen, als in irgend einem anderen Organ oder einem anderen Gewebe; wir müssen darin den Ausdruck prospektiver Entwicklung erblicken. Bekanntlich ist die Teilungsfähigkeit der Zellen des Zentralnervensystems eine beschränkte; sie findet relativ bald ihren Abschluss, während sie bei anderen Geweben und Organen, wie z. B. beim Epithelgewebe, zum Teil bis ans Lebensende erhalten bleibt.

Einen Äquatorialschnitt durch eine erheblich weiter entwickelte Augenblase zeigt uns die Fig. 2 der Taf. X. Der Schnitt stammt aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo, der dem des Stadiums IV meines Tafelwerkes über das Gesicht entsprach. Ich habe daselbst auch eine sehr eingehende Beschreibung des Baues solcher Embryonen gegeben, aus der ich nur einige wenige Angaben heraushebe. Embryonen dieses Stadiums besitzen 25—26 Urwirbel und 3 Kiemenbogen. Die Riechplatte ist eben angedeutet, das ungefähr birnförmige Gehörbläschen hat sich bis auf eine kleine punktförmige Öffnung an seiner dorso-lateralen Wand geschlossen. Während es früher, solange es noch weit offen war, über dem hinteren Ende der Basis des zweiten Kiemenbogens oder Hyoidbogens gelegen war, liegt es jetzt genau in der dorsalen Verlängerung der zweiten äusseren Furche, eine Lage, die es von jetzt an durch lange Zeit beibehält. Querschnittserien durch Embryonen dieses Alters zeigen, dass die Augenblasen das Ektoderm nicht berühren, sondern dass sich, wie dies oben beschrieben wurde, zwischen sie und die äussere Haut lockeres Mesodermgewebe mit Gefässen einschiebt. Eine Linseplatte ist noch nicht vorhanden. Der abgebildete Äquatorialschnitt durch die Augenblase zeigt vor allem, dass diese sehr viel grösser und nach aussen hin fast überall scharf begrenzt ist. Nur hie und da, namentlich an der dorsalen Wand, treibt noch eine Zelle einen pseudopodienartigen Fortsatz nach aussen. Die Wand der Blase ist jetzt nicht überall

mehr gleich dick; die dorsale Wand ist am dünnsten, die ventrale am dicksten. Ich orientiere wieder die Blase so, dass ihr längster Durchmesser senkrecht steht. Es entspricht dies ungefähr der definitiven Stellung des Auges. In dieser verschiedenen Dicke der Wand ist wieder der Ausdruck prospektiver Entwicklung zu erblicken. Denn durch sie gibt sich schon jetzt ein Unterschied zwischen dem Teil der Augenblase, der zum Tapetum nigrum wird und dem, der die eigentliche Retina mit dem Glaskörper und der Zonula hervorgehen lässt, zu erkennen. Die obere, vordere und hintere Wand der Blase stellen nämlich die Anlage des Tapetum vor und nur die verhältnismässig wenig ausgedehnte untere Wand ist die Anlage der eigentlichen Retina. An der der weiten Höhle der Blase, dem „Sehventrikel“, zugewendeten Fläche sieht man wieder zahlreiche Mitosen, die zahlreichsten in der unteren Wand. Hier stehen sie überall dicht nebeneinander und zwar nehmen die Teilungsachsen, deren Stellung man am besten an Mutter- oder Tochtersternen beurteilen kann, jede mögliche Richtung ein.

Das nächste Bild (Fig. 3, Taf. X) zeigt uns ein sehr wichtiges Stadium der Entwicklung des Auges des Kaninchens. Ich habe lange gesucht, bis ich Embryonen fand, welche dieses Bild zeigten, bis ich endlich zwei fand; sie waren 10 Tage und einige Stunden alt und ungefähr so weit entwickelt wie der Embryo V meines Tafelwerkes. Zur Orientierung über die allgemeine Entwicklungshöhe dieser Embryonen teile ich mit, dass sie, wenn auch äusserlich nur drei Kiemenfurchen zeigend, doch noch eine vierte auffallend grosse-Kiementasche besitzen, die auf Sagittalschnitten eine ungefähr quadratische Form hat und zweifellos die Anlagen einer vierten und fünften inneren Kiemenfurche repräsentiert. Die Riechplatte dieser Embryonen ist dicker als im früheren Stadium; das Gehörbläschen vollständig von der Oberfläche getrennt, wenngleich die Stelle, an der es ausmündete, noch deutlich zu erkennen ist. Was nun die Augenblase betrifft, so liessen die obere, vordere und hintere oder, wie wir auch sagen können, die dorsale, nasale und temporale Wand auf dem Äquatorialschnitt im Vergleich mit dem früheren Stadium keinen besonders auffallenden Unterschied erkennen; höchstens wäre darauf aufmerksam zu machen, dass die Wände von oben nach unten ganz allmählich dicker werden, dass sich aber sowohl die nasale als die temporale

Wand sehr scharf von der ventralen oder retinalen absetzen. So wenig verändert sich aber der pigmentale Teil der Wandung erweist, so auffallend ist die Veränderung des retinalen, unteren Teiles. Dieser ist zwar nach aussen geradeso wie früher halbkugelig vorgewölbt, nach innen aber, gegen den „Sehventrikel“, springen zwei mächtige Wülste vor, die durch eine ziemlich tiefe Furche voneinander getrennt sind. Demnach ist die retinale Wand der Augenblase zweilappig und zwar schon in einem Stadium, in welchem an ihr noch nicht die geringste Spur einer Einstülpung vorhanden ist. Die Bildung dieser zwei Lappen ist also, was von grosser Wichtigkeit für die Auffassung derselben ist, durchaus nicht die Folge der Einstülpung der Augenblase, sondern sie ist von dieser völlig unabhängig und tritt schon auf, bevor sich die erste Spur derselben bemerkbar macht. Die beiden Lappen sind der Ausdruck mächtiger Wucherungen der retinalen Wand der Blase, was sich vor allem in den zahlreichen Teilungsfiguren der beiden Wülste zu erkennen gibt. Oft sind diese an der in den „Sehventrikel“ vorspringenden Seite so dicht gestellt, dass die Wülste von ihnen geradezu übersät sind. Wie mir scheint, kann man höchstens zur Zeit der Bildung der Neuromeren des Diencephalon und Rhombencephalon eine ähnliche Menge von Mitosen auf engstem Raume nebeneinander sehen.

Fig. 4, Taf. X zeigt uns das Bild eines Äquatorialschnittes durch das linke Auge des auf Taf. X, Stadium VI meines Tafelwerkes abgebildeten Embryo. Das Bild unterscheidet sich in zweifacher Beziehung von dem vorigen. Erstens ist der dorso-ventrale Durchmesser der Blase auffallend kurz, kürzer als man nach den Bildern, die man sonst von jüngeren oder älteren Embryonen erhält (man vgl. z. B. die Fig. 2, 3, 5 und 6 mit der Fig. 4) erwarten sollte; indessen dürfte dieses Verhalten wohl rein individuell sein und ihm daher keine grössere Bedeutung zukommen. Viel wichtiger aber ist die zweite Eigentümlichkeit, durch die sich diese Augenblase von der nächst jüngeren unterscheidet. Während früher die Aussenfläche der retinalen Wand der Blase kugelförmig nach unten vorsprang, ist sie jetzt ganz abgeflacht. Die Innenfläche dieser Wand zeigt wieder die zwei mächtigen Wülste, auf die bereits beim vorigen Stadium aufmerksam gemacht wurde. Auch jetzt sieht man wieder, dem „Sehventrikel“ zugekehrt, in

den Wülsten eine überaus grosse Zahl von Mitosen, als Ausdruck des lebhaften Wachstums der retinalen Wand. Ich habe in dieses Bild auch die die Augenblase umgebenden Gefässe eingezeichnet, um zu zeigen, wie ungemein reich sie mit Blut versorgt wird. Man dürfte kaum fehlgehen, das rasche und lebhafte Wachstum der Augenblasen mit diesem grossen Gefässreichtum in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Während, wie die Figur zeigt, die ventrale Wand der Augenblase abgeflacht ist, lassen Querschnittsserien durch solche Embryonen erkennen, dass die laterale Wand die allererste Spur einer Einsenkung zeigt. Diese ist übrigens auch, wie ich schon in meinem Tafelwerk beschrieb, an der Sagittalschnittserie eben zu erkennen. Die Einsenkung erfolgt gleichmässig mit der Bildung der Linsengrube. In diesem Stadium beginnt sich nämlich, allerdings zunächst noch kaum merkbar, die Linse zur Grube zu vertiefen. Die Einsenkung oder Einstülpung der Augenblase beginnt also, wie dies auch an den Figuren 2 und 3 meiner Linsenarbeit zu sehen ist, an der lateralen Wand und schreitet von hier erst auf die ventrale fort. Ventrale und laterale Wand zusammen lassen aber die Retina hervorgehen: sie beide zusammen bilden die retinale Wand der Augenblase. Von der lateralen Wand der Augenblase gilt dies aber nur mit der Einschränkung, dass für die Bildung der Retina (im engeren Sinn, vgl. weiter unten) nur derjenige Bezirk in Frage kommt, der an die Linsenanlage stösst. Der dorsalwärts davon, ausserhalb der Linsenanlage gelegene, dünnere Bezirk, nimmt an der Bildung der Retina keinen Anteil; er gehört bereits der pigmentalen Wand an. Man wird dies erst verstehen, wenn man die Querschnittsbilder meiner Linsenarbeit mit zum Vergleiche heranzieht.

Das nächste Bild (Fig. 5, Taf. X) zeigt uns einen Äquatorialschnitt durch das linke Auge des in meinem Tafelwerk als Stadium VII bezeichneten und abgebildeten Embryo. Wie die früheren Schnitte wurde auch er durch die Mitte der Blase geführt, d. h. er trifft diese dort, wo ihr Lumen am weitesten ist. Auf den vorhergehenden und den folgenden Schnitten wird das Lumen enger. Man kann sich an dieser Serie zunächst überzeugen, dass die Linsenplatte schon ein wenig tiefer eingesenkt ist und dass auch die laterale Wand der Augenblase, damit im Zusammenhang, eine deutlichere Vertiefung zeigt als früher. Nach unten setzt

sich aber, wie der abgebildete Schnitt zeigt, die Vertiefung noch nicht fort; höchstens kann eine ganz geringe Vertiefung in der Mitte der ventralen Fläche auf eine solche Einsenkung bezogen werden.

Was die beiden Wülste betrifft, so sind sie beträchtlich höher geworden und ragen ziemlich weit in den „Sehventrikel“ vor. Von den Mitosen in denselben gilt das früher Gesagte. Verfolgt man die Serie nach aussen, so überzeugt man sich, dass sich die Wülste auch auf den retinalen Teil der äusseren Wand der Blase, oder doch wenigstens auf die unteren Abschnitte derselben fortsetzen. Dagegen hören sie nach innen zu, gegen das Gehirn, schon vor dem Übergang der Blase in den Augenblasenstiel auf. Die Blase ist bei diesem Embryo höher, der vertikale Durchmesser länger als bei dem Embryo des Stadiums VI. Von anderen Eigentümlichkeiten hebe ich nur hervor, dass die Riechplatte verdickt und abgeflacht war.

Das nächste Bild (Fig. 6, Taf. X) zeigt uns einen Äquatorialschnitt durch das Auge des auf Tafel II Stadium VIII meines Tafelwerkes abgebildeten Embryo. Wie jenes Bild zeigt, ist das Linsenbläschen bis auf eine nicht sehr grosse, kreisrunde Stelle, an der es sich nach aussen öffnet, von der Haut abgelöst. Aus der Linsengrube ist also ein Linsenbläschen geworden. Die Ränder der Öffnung, die in das Bläschen führt, sind, wie ich in jener Arbeit hervorhob, ungemein scharf und ganz glatt. Die Entwicklung des Auges hat im Vergleich mit dem vorigen Stadium grosse Fortschritte gemacht. Es ist jetzt die ganze retinale Wand der Blase, also sowohl die ventrale als der grösste Teil der lateralen, tief in den „Sehventrikel“ eingestülpt. Ich habe aus der Serie absichtlich einen Schnitt ausgewählt, der das Auge ziemlich weit medial trifft. Die Schnitte, welche weiter nach aussen, also gegen die Haut zu, durchs Auge gehen und also das Linsenbläschen treffen, zeigen eine grosse Ähnlichkeit mit dem in Fig. 7 abgebildeten des nächst älteren Stadiums, den ich gleich später beschreiben werde. Der Schnitt trifft also die mediale Wand der sekundären Augenblase; er ist der vierte nach einwärts von dem letzten, der noch etwas von der Linse zeigt (Schnittdicke 10 μ). Schon zwei Schnitte weiter nach der Medianebene zu verschwindet auch der letzte Rest der Anlage der Retina und etwa drei oder vier Schnitte darauf folgt der zu dieser

Zeit noch sehr mächtige und dicke Augenblasenstiel. Dieser enthält eine sehr geräumige Höhle von dreieckiger Form mit schmaler ventraler Basis, hohen Seitenflächen und abgerundeten Winkeln. Die Einstülpung der retinalen Wand der Augenblase setzt sich auf den Augenblasenstiel zu dieser Zeit noch nicht fort. Sie hört auf demselben Schnitte auf, auf welchem von der Retina nichts mehr zu sehen ist. Dem Gesagten zufolge beginnt die Einstülpung an der lateralen Wand der Blase, schreitet von da rasch auf die untere oder ventrale Wand fort und erstreckt sich erst verhältnismässig spät auch auf den Augenblasenstiel. — An dem abgebildeten Schnitte nun bemerkt man bei *e* an der ventralen Seite der Augenblase eine ziemlich seichte, einfache Grube als letzten, medialsten Rest der auf den vorhergehenden Schnitten sichtbaren, sehr tiefen fötalen Augenspalte. Diese selbst führt bekanntlich von unten her in den Hohlraum der sekundären Augenblase, der zu dieser Zeit beim Kaninchen fast ganz von der Linse ausgefüllt wird. An dem abgebildeten Schnitte ist der ursprünglich, und auch noch nach Ausbildung der beiden retinalen Lappen (vgl. die Fig. 3—5) sehr weite „Sehventrikel“ sehr eingeeengt und zeigt nur drei weitere Stellen: eine dorsale, die sich zwischen die beiden Lappen der Retina einsenkt, und zwei seitlich und ventral gelegene, eine nasale und eine temporale. Die zwei Lappen der Retina, der nasale und der temporale, desgleichen auch die sie trennende Furche sind auf nicht weniger als zwölf Schnitten der Serie durch das Auge, das in 19—20 Schnitte zerlegt ist, sehr deutlich zu sehen; nur die ersten und letzten Schnitte der Serie zeigen naturgemäss von der Lappung nichts. Dicht unter der dem „Sehventrikel“ zugekehrten Fläche der beiden Lappen der Retina findet man wieder zahlreiche Mitosen. Bekanntlich ist diese Fläche entwicklungsgeschichtlich von der freien Fläche des zur Augenblase umgewandelten Ektoderms abzuleiten, was selbstverständlich auch von der dem „Sehventrikel“ zugewendeten Fläche der Anlage des Tapetum nigrum und ebenso von der Ventrikelfläche des Hirn- und Rückenmarksrohres gilt. Es haben also in der Anlage des ganzen Zentralnervensystems und demgemäss auch in der Anlage des Auges die Mitosen dieselbe Lage, die sie in einschichtigen Epithelien, mag es sich um einreihige oder mehrreihige handeln, einnehmen. Diese Lage bleibt auch später, wenn die Anlagen der nervösen Zentralorgane

längst durch Umbildung ihrer Elemente den Charakter wahrer Epithelien verloren haben, die typische. Indessen soll nicht unerwähnt bleiben, dass man in späteren Stadien, allerdings nur ganz ausnahmsweise und bei längerem Suchen, auch wohl eine weiter vom Lumen entfernte Mitose antreffen kann.

Eine weitere Eigentümlichkeit der retinalen Wand der Augenblase besteht darin, dass in ihr sehr zahlreiche, zwischen den Zellkernen zerstreute, sich mit Karmin, Cochenillealaun und Hämatoxylin intensiv tingierende, kleine runde, homogene Körner enthalten sind, ähnlich denen, die ich in den Rändern der Öffnung des Linsenbläschens und später an der Verschlussstelle dieser Öffnung bei der Ente und dem Kaninchen seinerzeit gefunden und beschrieben habe. Seither sind solche Körner auch von anderen und an anderen Orten gesehen worden. Es wird davon später noch ausführlich gesprochen werden.

Über das Pigmentblatt der Augenblase ist in diesem Stadium wenig neues zu sagen. Auf dem abgebildeten Schnitte ist es natürlich nicht mehr senkrecht auf seine Oberfläche getroffen, woraus seine scheinbare Dicke und sein grosser Zellenreichtum erklärt werden. Nichtsdestoweniger zeigen alle Mitosen die erwähnte charakteristische Lage. Von einem Glaskörperraum kann man in diesem Stadium nur mit einiger Einschränkung sprechen, da die Linse den Hohlraum der Augenblase fast vollständig ausfüllt. In dem engen Spaltraume, der dabei noch frei bleibt, liegt nur hinten, also zwischen der medialen Wand des Linsenbläschens und dem Grund der Augenblase, eine grössere Zahl von Mesodermzellen, die aber wohl sicher weitaus zum grössten Teil mit den Gefässen von unten her eingedrungen sind. Wenn überhaupt, so dürften nur wenige von den in früheren Stadien zwischen Augenblase und Ektoderm gelegenen Mesodermzellen abzuleiten sein. Besser noch als an Sagittalschnitten durch die Embryonen, die die Augenblasen äquatorial treffen, kann man diese Eigentümlichkeiten des Glaskörperraumes und der in ihm gelegenen Gefässe und Mesodermzellen an Querschnitten erkennen. Solche Bilder habe ich in meiner Linsenarbeit in grösserer Zahl mitgeteilt. Gerade wegen dieser Enge des Glaskörperraumes in den frühen Stadien der Augenentwicklung eignen sich Kaninchenembryonen viel weniger gut zur Untersuchung der ersten Entwicklung des Glaskörpers, als alle anderen von mir daraufhin untersuchten

Säugetiere (Schaf, Hund, Schwein und Mensch). Was endlich noch das Linsenbläschen in dem vorliegenden Stadium betrifft, so verweise ich auch hier wieder auf meine Monographie über die Linse und bemerke nur, dass dasselbe auf Äquatorialschnitten ungefähr kreisrund, aber mit sehr unregelmässiger, höckeriger, äusserer Oberfläche erscheint, während es auf Querschnitten, kurz vor dem Verschluss der Öffnung, mehr oder weniger viereckig, unmittelbar nach demselben aber dreieckig ist; auch dafür möge man zum Vergleich die angeführte Arbeit heranziehen. Schliesslich brauche ich kaum noch hinzuzufügen, dass geradeso, wie schon in früheren Stadien, auch zu dieser Zeit von der Aussenseite der Linsenanlage die namentlich durch v. Lenhossék bekannt gewordenen, aber fälschlich als Glaskörperfasern gedeuteten Fortsätze ausgehen.

Die nächsten zwei Bilder (Fig. 7 und 8, Taf. X) zeigen uns Schnitte durch den Embryo des Stadiums IX meines Tafelwerkes über Gesichtsentwicklung. Ich habe daselbst bereits eine allgemeine Charakteristik dieses Stadiums gegeben und hebe aus derselben hier nur heraus, dass zu dieser Zeit das Linsenbläschen mit Ausnahme einer ganz kleinen Stelle von der Haut losgelöst ist. Der abgebildete Schnitt Fig. 7 ist der neunte, von aussen gerechnet, der das Auge trifft. Der obere Rand der Eingangsöffnung des Linsenbläschens ist schon auf dem ersten Schnitte, der etwas von der Augenanlage zeigt, zu sehen; ebenso auch der obere Rand der Augenblase. Vom dritten Schnitte an erkennt man schon die zwei Lappen der Retina. In der Höhle des Linsenbläschens erscheint alsbald auch die Zellmasse, die vom Boden des Bläschens hervorgewuchert ist; und zwar erscheint zuerst der Detritus, welcher beim Zerfall der Zellen entsteht, und sodann, auf den folgenden Schnitten, die noch nicht in Zerfall begriffenen Zellen selbst. Alles das wird viel verständlicher, wenn man meine Linsenarbeit, auf die ich immer wieder verweisen muss, zum Vergleich heranzieht.

Der in Fig. 7 abgebildete Schnitt nun ist, wie gesagt, der neunte, der, von aussen gerechnet (bei einer Schnittdicke von $10\ \mu$), das Auge trifft. Das Linsenbläschen ist viereckig, die ventrale und zugleich laterale Wand schmäler als die dorsale. Von dieser, oder genauer gesagt, von der dorsomedialen Wand, wuchert die Zellmasse hervor, die gegen das verengte Lumen des Bläschens zu zerfällt. Auf einem durch den Kopf eines genau ebensoweit entwickelten Embryo

geführten Schnitte, an dem Auge und Gehörbläschen gleichzeitig zu sehen sind, der also ungefähr frontal durch den Kopf geführt ist, hat das nach aussen eben noch offene Linsenbläschen eine fast genau quadratische Form, ganz ähnlich wie an dem in Fig. 7 meiner Linsenarbeit abgebildeten Querschnitt eines dritten gleich-alterigen Embryo. Wie der abgebildete und ebenso auch die vorhergehenden Schnitte zeigen, ist der „Sehventrikel“ noch sehr weit und zugleich von sichelförmiger Gestalt. Die grösste Höhe besitzt er oberhalb der Furche zwischen beiden Lappen der Retina. Dieselbe Form hat er auch auf den vorhergehenden und den folgenden Schnitten. Das Tapetum oder das Pigmentblatt der Augenblase ist auf dem Schnitt senkrecht getroffen, so dass man erkennt, dass es einschichtig ist. Die Zellkerne stehen zumeist an der Basis, die Mitosen durchwegs an der freien Seite des Epithels. Die Lappung der Retina ist ganz deutlich und unverkennbar. An ihrer äusseren, dem „Sehventrikel“ zugewendeten Fläche sind, wie schon früher, zahlreiche Mitosen zu sehen. An ihre, der Linse zugewendeten konkaven, inneren Fläche beginnt sich bereits eine helle Zone als erste Anlage eines „Randschleiers“ bemerkbar zu machen. Ein solcher ist aber bloss rechts und links, nicht auch in der Mitte vorhanden. Es weist dies auf eine gewisse Selbständigkeit der beiden Lappen der Retina voneinander hin: Jeder bringt für sich, unabhängig von dem anderen, eine Sehnervenfaserschicht zur Ausbildung. Die fötale Augenspalte ist an dem abgebildeten Schnitte sehr weit und mit Bindegewebe und Gefässen erfüllt. Sie erweitert sich nach aussen gegen die Haut zu ziemlich rasch, während sie sich nach innen zu verschmälert, ohne aber schon auf den Augenblasenstiel überzugehen. In dem Glaskörperraume finden sich einige wenige zerstreute Mesodermzellen.

Der zweite, in Fig. 8, Taf. X abgebildete Schnitt aus derselben Serie ist der fünfte nach einwärts von dem der Fig. 7. Die letzte Spur der Linse ist auf dem Schnitte vorher zu sehen. In dem auf dem vorhergehenden Schnitte von der Linse eingenommenen Raum, dem Glaskörperraum, liegt gefässreiches Bindegewebe. Die obere Wand der Retina ist von der Seite des „Sehventrikels“ her durch eine tiefe Furche in zwei mächtige Lappen, einen nasalen und einen temporalen, geteilt. Der Furche an der Aussenfläche entspricht eine in den Glaskörperraum von

der Innenseite vorspringende Leiste. Ein Vergleich der Fig. 7 und 8 lehrt, dass die die beiden Lappen der Retina trennende Furche innen, d. h. medial, viel tiefer als aussen ist. Deshalb erscheint auch an Frontalschnitten durch den Kopf, wie ein solcher früher erwähnt wurde, die Furche viel tiefer, als an Äquatorialschnitten durch die laterale Hälfte des Auges, wie ein solcher in Fig. 7 abgebildet ist. Auf Frontalschnitten sieht man auch entsprechend der tiefen Furche an der Aussenfläche der Retina eine mächtige Leiste nach innen gegen die Linse vorspringen. Zugleich kann man hier sehen, dass die Retina im Bereich der die beiden Lappen trennenden Furche, beziehungsweise der ihr entsprechenden Leiste, dünner ist als sonst und noch keine Spur einer Differenzierung, wie eine solche an den beiden Lappen in der Ausbildung des „Randschleiers“ zum Ausdruck kommt, zeigt. Die Retina oder das retinale Blatt der Augenblase ist von diesem Schnitt an nach einwärts noch etwa durch sechs oder sieben Schnitte weit zu verfolgen, um sodann in die untere Wand des ungefähr dreieckigen Augenblasenstiels überzugehen. In die vordere und hintere Wand, die beide ebenso dick sind wie die untere, geht das Pigmentblatt der Augenblase, also deren äussere Lamelle, über. Die untere, retinale Wand des Augenblasenstiels ist abgeflacht, aber noch nicht vertieft. Das Pigmentblatt der Augenblase ist auf dem in Fig. 8 abgebildeten Schnitte nicht mehr senkrecht getroffen; dies gilt in erster Linie von der dorsalen Wand, weshalb hier ein mehrschichtiges Epithel vorgetäuscht wird. In der dorsalen Wand der Pigmentschicht sieht man dunkel gefärbte Körner derselben Art, wie sie früher (vgl. Fig. 6) von der hinteren Wand der Retina beschrieben worden sind. Einzelne derartige Körner sind auch in der Retina zu sehen; in dieser werden sie in den folgenden Schnitten etwas häufiger.

Der in der „Entwicklung des Gesichtes“ auf Taf. II unter der Bezeichnung Stadium X abgebildete Embryo, dessen Kopf ich gleichfalls in Sagittalschnitte zerlegt habe, unterscheidet sich von dem vorigen, was das Auge betrifft, namentlich in zwei Punkten: erstens ist das Linsenbläschen vollständig von der äusseren Haut getrennt, und zweitens zeigt der Umschlagsrand der mehr und mehr vorwachsenden Augenblase an zwei sehr charakteristischen und konstanten Stellen Einkerbungen. Die eine dieser Einkerbungen ist vorn

oben, die andere hinten oben gelegen. Ich will die beiden als vordere dorsale und hintere dorsale Randkerbe bezeichnen. Zu diesen beiden dorsalen Randkerben kommen später, beim weiteren Wachstum des Umschlagsrandes, wie ich schon jetzt vorwegnehme, noch zwei ventrale, und zwar gleichfalls eine vordere und eine hintere, so dass man also dann im ganzen zwei vordere und zwei hintere Randkerben an der Augenblase unterscheiden kann. Die zwei vorderen gehören der nasalen, die zwei hinteren der temporalen Hälfte der Retina an. Zwischen die beiden Hälften senkt sich ventral, wie wir gesehen haben, die anfangs sehr breite und sich nach aussen ungemein erweiternde fötale Augenspalte ein; diese nimmt bald an Breite sehr bedeutend ab. Durch die vier Randkerben und die fötale Augenspalte wird der Augenblasenrand in fünf Abschnitte geteilt: einen ungefähr horizontalen oberen oder dorsalen, dann, in fast rechtem Winkel davon abgesetzt, zwei vertikale, einen vorderen nasalen und einen hinteren temporalen, und endlich zwei von den vertikalen abermals unter ungefähr rechtem Winkel abgesetzten horizontalen Abschnitt. Zwischen die beiden unteren horizontalen Randlappen, von denen der eine der nasalen, der andere der temporalen Hälfte der Retina angehört, senkt sich, dem Gesagten zufolge, die fötale Augenspalte ein. Ich werde auf diesen Gegenstand später, bei der Beschreibung der Entwicklung der Retina des Schafes, Schweines und Menschen, wieder zurückkommen und stelle hier nur fest, dass sich beim Kaninchen die erste Scheidung des Randes der Augenblase in mehrere Abschnitte in dem der völligen Ablösung des Linsenbläschens unmittelbar folgenden Stadium bemerkbar macht. Zum genaueren Verständnis des Gesagten aber will ich etwas vorgreifen und auf einige Figuren der Taf. XI und XII verweisen. Zunächst bemerke ich, dass auf dem Schnitte der Fig. 2, Taf. XI, der das Auge eines Schafembryo äquatorial trifft, alle fünf Randlappen der Augenblase zu sehen sind: zunächst der dorsale, etwas nach hinten zu abfallend, dann die beiden seitlichen, der nasale und temporale, und endlich die horizontalen ventralen. Der Schnitt ist so orientiert, dass die fötale Augenspalte nach unten gerichtet ist. Von den vier Randkerben sind noch sehr deutlich die obere nasale und untere nasale, vielleicht etwas weniger deutlich die obere temporale zu sehen, während die untere temporale kaum mehr angedeutet ist.

Ferner verweise ich auf Fig. 13 derselben Tafel, welche einen Schnitt durch den lateralen, der Oberfläche benachbarten Teil des Auges eines Schweineembryo zeigt. Der Schnitt geht zu weit medial durch das Auge, also zu nahe dem Äquator, als dass man noch etwas von den Randkerben sehen könnte. Wohl aber kann man erkennen, dass die Retina hier drei Abschnitte, einen grossen dorsalen, der eine geräumige Höhle — einen Teil des ursprünglichen „Sehventrikels“ — umschliesst, sowie einen nasalen und temporalen unterscheiden lässt. An den weiter nach aussen, der Körperoberfläche zu, gelegenen Schnitten sind die oberen Randkerben sichtbar, von denen namentlich die nasale sehr schön und deutlich ist. An den mehr gegen die Mittelebene folgenden Schnitten sieht man zwar die beiden ventralen, horizontal gestellten Abschnitte der Retina, aber, wenigstens an dieser Serie, nichts von den ventralen Randkerben. Endlich verweise ich noch auf Fig. 1, Taf. XII, die einen Schnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo zeigt, an dem am Rande der Augenblase sehr deutlich die obere temporale, sodann die obere und untere nasale Kerbe zu erkennen sind, während die untere temporale hier nicht sichtbar ist. Zweifellos sind aber auch hier Lage und Zahl der Randkerben und dementsprechend auch Lage und Zahl der Randlappen der Retina genau bestimmt.

Ich kehre nun wieder zur Beschreibung der Entwicklung der Retina des Kaninchens zurück und wende mich zu der Fig. 9, Taf. X. Sie stellt einen Schnitt durch das linke Auge des in meinem Tafelwerk mit Stadium XI bezeichneten Embryo dar. Dasselbst findet man auch eine allgemeine Charakteristik dieses Stadiums. Die Linse steht zu dieser Zeit in ihrer Entwicklung in der Mitte zwischen den in den Fig. 8 und 9, Taf. X, meiner Linsenarbeit abgebildeten Stadien. Sie stellt also auf dem Querschnitt ein dreieckiges Bläschen dar, dessen eine Seite nach aussen gegen das Ektoderm gewendet ist, dessen zweite Seite nach unten gewendet ist und ungefähr horizontal steht, während die dritte, welche gewissermassen die Hypothenuse des rechtwinkligen Dreiecks bildet, schief von aussen und oben nach innen und unten zieht. Diese Wand allein ist Linsenfaserwand; äussere und untere Wand liefern das Linsenepithel. Alles dies macht ein Blick in meine zitierte Arbeit verständlich. Der Linsenfaserwand liegt noch ein Rest des erwähnten Zellhaufens an und weiter nach innen

gegen das Lumen des Bläschens folgt dann der aus diesen Zellen hervorgegangene Detritus. Die Zellen der Linsenfaservand sind im Stadium XI schon zu beträchtlicher Länge ausgewachsen. Ob aber diese Wand bereits in Form eines Polsters ins Lumen des Bläschens vorspringt, wie dies die Fig. 9 der Linsenarbeit zeigt, vermag ich nach der Sagittalschnittserie, auf der, wie gesagt, das Auge äquatorial durchschnitten ist, nicht zu entscheiden. Was die Augenblase selbst in diesem Stadium betrifft, so fällt, wenn man die Serie von aussen nach innen verfolgt, vor allem die Lappung ihres Randes auf, die eine Folge der Einkerbungen ist, welche in denselben einschneiden. Von solchen Einkerbungen sind jetzt nur zwei, und zwar die zwei oberen, vorhanden; von diesen selbst ist wieder die nasale Kerbe die tiefere und deutlichere. Verfolgt man die Serie weiter medianwärts, so sieht man in der dorsalen Wand der Augenblase, also gegenüber der auf solchen Schnitten noch sehr breiten fötalen Augenspalte zwischen den beiden Blättern der Blase eine enge Höhle auftreten, die natürlich ein Rest des „Sehventrikels“ ist. Die äussere, vom Pigmentblatt der Augenblase gebildete Wand der Höhle ist über dieser etwas dicker als sonst und dieser breite, nach den Seiten in keiner Weise scharf begrenzte, verdickte Epithelstreifen zieht, wie die Serie lehrt, über eine ziemlich grosse Strecke des vertikalen Meridians nach hinten. Er ist auch an dem in Fig. 9 dieser Abhandlung abgebildeten Schnitte zu sehen, der die Augenblase dicht hinter dem Äquator trifft. Er bildet hier die Mitte des Daches des auf diesem und ähnlichen Schnitten ungefähr dreieckigen Restes des „Sehventrikels.“

Nun tritt in der Serie auch alsbald die Lappung der Retina in die Erscheinung. Die Furche, die die beiden Lappen voneinander trennt und die von dem „Sehventrikel“ aus zwischen sie einschneidet, wird nach innen zu, also in der Richtung gegen den Augenblasenstiel, immer tiefer und sieht an der medialen Wand in der Tat einer tiefen Spalte gleich. Sie ist auch an der Fig. 9, deren Schnitt eben noch die mediale Wand des Linsenbläschens getroffen hat, sehr gut sichtbar, wenn sie auch hier nicht halb so tief ist, wie auf den medianwärts folgenden Schnitten. Wie früher, entspricht der Furche an der Aussenfläche der Retina wieder eine Leiste an ihrer inneren, der Linse und dem Glaskörperraum zugewendeten Fläche. Und geradeso, wie dies schon bei den jungen

Embryonen der Fall ist, zeigt auch jetzt die Retina im Bereiche dieser Leiste oder Falte keine Differenzierung, während eine solche in ihren beiden Lappen, dem nasalen und temporalen, an dem Auftreten eines Randschleiers bereits deutlich erkennbar ist. Wie schon früher gesagt wurde, beginnt also die Differenzierung der Retina, wenigstens soweit der Randschleier in Betracht kommt, in den beiden Lappen zuerst, früher als an der sie trennenden, in ihrem Verlauf ungefähr dem vertikalen Meridian folgenden Leiste.

Der Glaskörperraum zeigt eine für dieses und die ähnlichen Stadien sehr typische Form: er wiederholt genau die Form der Retina. Wie diese aus zwei Lappen besteht, zeigt jener zwei Buchten: eine vordere nasale und eine hintere temporale. In diese beiden Buchten springen von der Retina feine Glaskörperfasern vor, die sich aber alsbald in dem Faserwerk verlieren, das den grössten Teil des Raumes erfüllt. Wiewohl diese Fasern nur bei sehr starker Vergrösserung gut sichtbar sind, so habe ich sie doch in die Figur eingetragen. Im übrigen enthält der Glaskörperraum nur Blutgefässe und einige Mesodermzellen, die beide von unten her durch die auf diesem Schnitte sehr enge fötale Augenspalte eindringen. (Wie schon erwähnt, nimmt die Breite der Spalte von innen nach aussen sehr rasch zu.) Die Blutgefässe führen sehr zahlreiche Blutkörperchen. Auf den Schnitten, die etwas weiter nach aussen durch das Auge gehen und also auch noch die Linse voll treffen, sieht man um diese herum den von mir schon früher in einer kleinen Abhandlung über die Entwicklung des Glaskörpers erwähnten „perilenticulären Faserfilz“, durch welchen die Äste der Art. hyaloidea, die zur Ernährung der Linse dienen, an dieser festgehalten werden. Die Gefässe liegen also in einem die Linse umgebenden, von ihr und dem Faserfilz begrenzten Raume, der als perilenticulärer Raum bezeichnet werden kann.

Einen Schnitt durch den in meinem Tafelwerk unter der Bezeichnung Stadium XII abgebildeten Embryo, den ich gleichfalls in Sagittalschnitte zerlegt habe, habe ich, um Figuren zu sparen, nicht abgebildet. Was sein Auge betrifft, erwähne ich folgendes. Die ersten Schnitte der Sagittalschnittserie, die etwas vom Auge zeigen, treffen nur die Linse. Erst der vierte zeigt die erste Spur der Augenblase und zwar die

Anschnitte des dorsalen, nasalen und temporalen Abschnittes des Randes. Die drei Anschnitte sind durch breite, mit gefäßreichem Bindegewebe erfüllte Lücken voneinander getrennt. Der erwähnte Schnitt geht also gerade durch die beiden oberen Randkerben der Augenblase. Am folgenden Schnitte beginnen sich die drei Abschnitte miteinander zu vereinigen, indessen sind die Randkerben zwischen ihnen noch deutlich erkennbar. Die nächstfolgenden Schnitte erinnern an den auf Taf. XI, Fig. 13 abgebildeten Schnitt durch das Auge eines Schweineembryo, von dem schon die Rede war. Erst vom neunten oder zehnten Schnitt an beginnen sich an den nasalen und temporalen Abschnitt der Augenblase auch die beiden, durch die fötale Augenspalte voneinander getrennten ventralen Abschnitte anzusetzen. Diese gehen, ohne durch eine deutliche Randkerbe von ihnen getrennt zu sein, aus den ventralen Enden des nasalen und temporalen Abschnittes des Randes hervor. So können wir dann wieder an einem der Äquatorialebene parallel geführten Durchschnitt durch die Augenblase eine dorsale, ventrale, nasale oder vordere und temporale oder hintere Wand unterscheiden, wobei zu bemerken ist, dass die ventrale Wand durch die fötale Augenspalte in zwei Hälften geteilt ist und dass die obere Wand den Rest des „Sehventrikels“ enthält, ähnlich wie dies auf Taf. XI, Fig. 13 auf dem Schnitt durch das Auge des Schweineembryo zu sehen ist. Der „Sehventrikel“ stellt auf den am meisten lateral geführten Schnitten die Form einer unregelmässigen Spalte dar, wird aber bald regelmässig dreieckig, mit dorsaler, vom Pigmentblatt der Augenblase gebildeter und vorderer und hinterer, von den beiden Lappen der Retina beigestellter Wand. Der „Sehventrikel“ hat also schon auf diesen lateralen Schnitten die Gestalt, die er auf Taf. XI, Fig. 9 des Stadiums XI zeigte. Auch jetzt ist das Dach des „Sehventrikels“ in der Mitte etwas verdickt, behält aber überall deutlich den Charakter eines einschichtigen Epithels. Die Furche, die sich zwischen die beiden Lappen der Retina einsenkt, hat sich beträchtlich vertieft und die Lappen sind infolgedessen noch schärfer voneinander geschieden. Die der Furche entsprechende an der Glaskörperseite vorspringende Leiste oder Falte der Retina ist nur durch einige wenige Mesodermzellen oder enge Gefässe von der Linsenfaserswand des Linsenbläschens getrennt und lässt ebensowenig wie früher irgend eine Spur

einer Differenzierung erkennen. Der Randschleier, der immer schärfer und deutlicher wird, hört seitlich von der Leiste vollständig auf. Im Bereiche der Leiste selbst, also auch der ihr an der Aussenfläche entsprechenden Furche, ist die Wand der Retina am dünnsten.

Der Glaskörperraum zeigt wieder die zwei mächtigen seitlichen Buchten, die er schon in den vorhergehenden Stadien sehen liess. Die fötale Augenspalte ist, wie früher, aussen sehr weit, um aber sehr rasch sich zu verschmälern. Sie ist nirgends völlig geschlossen, wenn auch im medialen Drittel des Auges, auf den Schnitten, welche nichts mehr von einer Linse zeigen, die Ränder der Spalte bis zur Berührung einander genähert sind. Von da setzt sich die Spalte, wieder breiter werdend, jetzt auch schon auf den Augenblasenstiel fort. Dieser hat, wie früher, die Form eines sehr hohen gleichschenkeligen Dreieckes, nur ist jetzt die schmale nach unten gekehrte Basis durch die Fortsetzung der fötalen Augenspalte in das Lumen des Augenstiels hineingestülpt. Wie früher, geht auch jetzt die untere Wand des Augenblasenstiels in die Retina über, während seine beiden hohen Seitenwände sich in das Pigmentblatt der Augenblase fortsetzen. Noch weiter nach innen gegen das Hirn zu verschwindet die Furche des Augenblasenstiels, seine untere Wand wird dünner, die Seitenwände dicker und schliesslich geht sein Lumen in den dritten Ventrikel über.

Fassen wir alles über die Retina dieses Stadiums Gesagte in ein paar Worte zusammen, so können wir sagen, dass sie jetzt aus zwei, bis zu einem gewissen Grade selbständigen Lappen, einem nasalen und einem temporalen, besteht.

In Beziehung auf den Glaskörperraum gilt im wesentlichen das schon früher Gesagte. Die Linse ist beträchtlich weiter entwickelt; die Zellen ihrer medialen Wand sind sehr in die Länge gewachsen und bilden nunmehr ein ins Lumen des Linsenbläschens vorspringendes Polster, wie ein solches auf dem Querschnittsbilde der Fig. 9, Taf. I meiner Linsenarbeit zu sehen ist. In der Höhle des Bläschens finden sich von dem mächtigen Zellhaufen früherer Stadien nur mehr ganz unscheinbare Detritusmassen. Die Epithelwand des Bläschens lässt schon deutlich die Einschichtigkeit, die sie zeitlebens charakterisiert, erkennen, während diese, so lange die Wand sehr dick war, höchstens aus

der Stellung der Mitosen erschlossen werden konnte. Das Auge als Ganzes zeigt jetzt auf Äquatorialschnitten die Form eines Rechtecks; obere und untere Wand sind länger als vordere und hintere oder nasale und temporale.

Ich komme nun zu dem in meinem Tafelwerk als Stadium XIII bezeichneten Embryo. Ich habe auch den Kopf dieses Embryo in Sagittalschnitte zerlegt. Die ersten Schnitte, die das Auge treffen, zeigen wieder nur die Linse. Der erste, der etwas von der Augenblase zeigt, lässt den Anschnitt des vorderen oder nasalen Abschnittes ihres Randes erkennen: der folgende zeigt auch den oberen Abschnitt; dabei sind vorderer und oberer Abschnitt durch eine breite, von Bindegewebe erfüllte Lücke getrennt. Der nächstfolgende Schnitt lässt auch schon etwas vom hinteren, temporalen Abschnitt des Randes sehen; derselbe ist wieder durch eine breite Lücke vom oberen Abschnitt getrennt, während sich dieser mit dem vorderen oder nasalen zu verbinden begonnen hat. Die Randkerbe zwischen beiden ist aber noch gut erkennbar. Es folgt sodann ein Schnitt, auf dem der temporale Abschnitt des Umschlagsrandes mächtiger, aber noch durch eine Kerbe vom dorsalen Abschnitte geschieden ist. Auf den zwei nun folgenden Schnitten zeigt die Augenblase wieder die schon früher vom Schwein beschriebene Form: sie lässt einen horizontalen dorsalen und zwei vertikale seitliche, einen nasalen und temporalen, Abschnitt unterscheiden. Die drei Abschnitte eines solchen Schnittes durch die Augenblase stossen unter rechten Winkeln zusammen. Nun setzt sich allmählich an die unteren Enden der beiden Seitenwände auch die untere, durch die fötale Augenspalte in der Mitte geteilte Wand an. Sie geht beim Kaninchen zu dieser Zeit ziemlich allmählich, ohne Einkerbung des Randes, aus den zwei vertikalen Abschnitten hervor. Gleichzeitig beginnt wieder in der dorsalen Wand der Augenblase zwischen Pigmentblatt und Retina der zunächst spaltförmige, dann dreieckige „Sehventrikel“ aufzutreten, während diesem gegenüber an der ventralen Wand der Augenblase sich die Ränder der fötalen Augenspalte sehr rasch bis zur Berührung einander nähern. Das Pigmentblatt zeigt jetzt über dem „Sehventrikel“ nichts mehr von der früheren, auch in Fig. 9 zur Darstellung gebrachten Verdickung. An keinem der Schnitte, welche eine weite fötale Augenspalte zeigen, ist etwas von einer Differenzierung einer Nerven-

faserschicht in der Retina wahrzunehmen. Diese beginnt also erst in beträchtlicher Entfernung vom Umschlagsrand der Augenblase. Mit anderen Worten, es hat bereits in diesem und ebenso auch in den vorhergehenden Stadien die Differenzierung der Retina in eine Pars optica und Pars caeca begonnen.

Einen Schnitt dicht hinter der Linse, durch den perilentikulären Raum, zeigt uns die Fig. 10 der Taf. X. Noch deutlicher als früher trägt ein solcher Äquatorialschnitt eine rechteckige Form zur Schau. Die Längsseiten des Rechteckes stehen horizontal oder nahezu horizontal, die Schmalseiten vertikal. Die Ecken sind abgerundet und die untere Seite ist durch die fötale Augenspalte in der Mitte geteilt und zugleich eingebuchtet. In der Mitte der oberen Wand sieht man wieder den dreieckigen Rest des „Sehventrikels“, sowie die tiefe Furche, die zwischen die beiden Lappen der Retina von oben her einschneidet. Ihr gegenüber springt in den Glaskörperaum und gegen die Linse, beziehungsweise gegen den perilentikulären Raum mit seinen zahlreichen Gefässen, die Leiste oder Falte vor, welche den Glaskörperaum in die zwei Hälften scheidet, die den beiden Lappen der Retina entsprechen. Die Leiste selbst lässt auch jetzt noch nichts von einem Randschleier erkennen.

Was die fötale Augenspalte betrifft, so legen sich an den abgebildeten und den benachbarten Schnitten die Umschlagsränder der Augenblase oft so dicht und unmittelbar aneinander, dass zwischen ihnen nicht eine einzige Mesodermzelle Platz findet. An anderen Schnitten sind nur einige wenige derartige Zellen in dem engen Spaltraum gelegen. Nach aussen von dem abgebildeten Schnitte bleibt die Augenspalte noch ziemlich lange sehr eng, ungefähr solange, als an den Schnitten noch etwas von einer Differenzierung der Nervenfaserschicht wahrnehmbar ist. Auf den Schnitten, auf denen diese aufhört, beginnt sich die Spalte zu erweitern, um schliesslich wieder weit zu klaffen. Die fötale Augenspalte ist also zu dieser Zeit im Bereiche der Pars caeca retinae weit, im Bereiche der Pars optica dagegen eng. Verfolgt man die Serie von dem abgebildeten Schnitt an noch weiter gegen den Augenblasenstiel zu, so überzeugt man sich, dass die Augenspalte sich allmählich schliesst. An den Schnitten, welche noch die Hinterwand der Retina treffen, ist diese mit dem Pigmentblatt der Augenblase, das hier eine vorspringende Leiste

bildet, oft nur durch eine dünne, nicht einmal mehr vollständige Zellbrücke verbunden. Noch weiter nach innen, also schon im Bereiche des Opticus selbst, öffnet sich die Spalte wieder, um Bindegewebe und Gefässe aufzunehmen, und erst noch weiter gegen das Gehirn zu schwindet die Spalte und schliesslich die Furche vollständig. — Der Vollständigkeit halber erwähne ich noch, dass in den Umschlagsrändern der Retina, welche auf dem Schnitt der Fig. 10 die fötale Augenspalte begrenzen, eine kleine Höhle, die natürlich nichts anderes als ein Rest des „Sehventrikels“ ist, enthalten ist.

Aus der Schnittserie des Embryo des Stadiums XIV meines Tafelwerkes habe ich keinen Schnitt abgebildet. Aus der selbst gegebenen Charakteristik des Stadiums hebe ich nur hervor, dass jetzt auch die letzte Spur der Halsbucht oder des Sinus cervicalis verschwunden ist. Was das Auge betrifft, so unterscheidet es sich hauptsächlich in drei Punkten von dem der vorhergehenden Stadien: erstens ist die fötale Augenspalte bereits in der ganzen Ausdehnung der Pars optica retinae geschlossen und Pigmentblatt und Retina haben sich hier überall voneinander getrennt; zweitens ist es im Pigmentblatt zur Bildung von Pigment gekommen und drittens (und dies wurde schon in den vorhergehenden Stadien eingeleitet) ist der Stiel der Augenblase in höchst eigentümlicher, bei keinem zweiten Säugetier bisher beobachteter Weise in die Augenblase hineingestülpt, wodurch überaus merkwürdige und auf den ersten Blick schwer verständliche Bilder zustande kommen. Die Anfertigung eines Plattenmodells von dem Auge eines solchen oder eines etwas weiter entwickelten Embryo hat mich aber überzeugt, dass es sich in der Tat lediglich darum handelt, dass der Optikus hier viel tiefer in die Augenblase hineingestülpt ist, als es sonst zu geschehen pflegt. Um ein prinzipiell anderes Verhalten des Optikus zur Augenblase und speziell zur Retina handelt es sich aber nicht, und ich habe daher nach einiger Überlegung davon abgesehen, Bilder von Äquatorialschnitten durch den Augenhintergrund mit dem Optikuseintritt zu zeichnen. Allerdings sind diese Bilder, wie erwähnt, oft merkwürdig genug. So sieht man z. B. einmal auf einem Schnitte den in der Mitte liegenden, seitlich platt gedrückten, in seinem engen Lumen eine spärliche Menge gefässführenden Bindegewebes enthaltenden Optikus, dann

rechts und links oder nasal- und temporalwärts davon die ovalen, vollständig voneinander getrennten hinteren Anschnitte der beiden Lappen der Retina und um das ganze herum als Gesamthülle das Tapetum nigrum. Die Anschnitte der beiden Lappen sind eiförmig, die lange Achse senkrecht gestellt, das schmale Ende nach oben, das breite, stumpfe nach unten gerichtet. Der zwischen diesen beiden Anschnitten der Lappen gelegene Optikus ist dabei der dorsalen Fläche des Auges näher gelegen als der ventralen, eine Eigentümlichkeit, die den definitiven Verhältnissen beim Kaninchen, von denen noch die Rede sein wird, entspricht. Medial von den Schnitten, welche noch etwas von den beiden Lappen der Retina erkennen lassen, also auf Schnitten, die bereits die Verbindung des Optikus mit dem Tapetum zeigen, ist die fötale Augenspalte wieder geöffnet. Die Spalte ist aber viel länger, als es behufs Eintritts des gefässreichen Bindegewebes in ihn nötig wäre.

Was das Tapetum nigrum betrifft, so erwähne ich, dass die Pigmentkörnchen in der Pars caeca etwas zahlreicher sind als in der Pars optica. Daraus dürfte wohl der auch aus anderen Beobachtungen sich ergebende Schluss folgen, dass die Entwicklung des Pigments von der Pars caeca auf die Pars optica fortschreitet. Wie schon längst bekannt und ich schon in meinem Vortrage über die „Prinzipien der Histologie“ (1889), sowie in meinem Buch „Über den Bau und die Entwicklung der Linse“ (1900) hervorgehoben habe, liegen die Pigmentkörnchen an der freien, d. h. der ursprünglichen Ventrikelfläche zugewendeten Seite des Tapetum nigrum. Wie sonst in pigmentierten Epithelien ist also die Bildungsstätte des Pigments, gewissermassen die Fabrik, in der dieses erzeugt wird, in der retinalwärts vom Kern gelegenen Hälfte der Zellen gelegen. Umgekehrt entsteht später das Pigment in der inneren Epithelschicht der Pars iridica und des vordersten Teiles der Pars ciliaris retinae, soweit hier überhaupt Pigment auftritt, an der nach aussen, dem Tapetum nigrum zugewendeten Seite der Zellen. Die äussere Seite ist aber hier wiederum die ursprünglich freie, dem „Sehventrikel“ zugewendete Seite. So wird es ohne weiteres aus den Achsenverhältnissen oder dem architektonischen Bau der Zellen verständlich, weshalb in den Zellen des Tapetum das Pigment innen, in den aus der eigentlichen Retina fortgesetzten Zellen dagegen aussen entsteht. —

Das Pigment fehlt zu dieser Zeit nur in der Leiste, welche an der ventralen Seite der Augenblase an der Verschlussstelle der fötalen Augenspalte zurückbleibt und, was wichtiger ist, am Umschlagsrand der Augenblase neben der fötalen Augenspalte. In ganz besonders grossem Umfang fehlt das Pigment ganz vorn am späteren Pupillarrande der Pars caeca. Zum Schluss erwähne ich noch, dass die Lappung und Einkerbung des Randes der Augenblase in diesem Stadium überaus schön zu sehen ist. Wie früher, kann man aber auch jetzt nur die zwei oberen Randkerben deutlich erkennen.

Ich gehe nun zur Beschreibung des Auges des unter der Bezeichnung Stadium XV in meinem Tafelwerk abgebildeten Embryo über. Embryonen dieses Stadiums sind ungefähr 13 Tage alt. Wieweit die Entwicklung des Auges im Vergleich mit dem Stadium XIII (Embryo ca. 12 $\frac{1}{2}$ Tage alt) fortgeschritten ist, lehrt ein Blick auf die Fig. 10 und 11. Die Schnitte entsprechen der Lage nach einander ziemlich genau, indem beide durch den Bulbus dicht oder doch nicht weit hinter der Linse geführt sind. Schon die sehr verschiedene Grösse der Schnitte weist darauf hin, dass das Wachstum des Auges zu dieser Zeit ein sehr lebhaftes ist, was übrigens für den Embryo überhaupt gilt. Die ersten zwei Schnitte der Sagittalschnittserie, die etwas vom Auge zeigen, treffen nur die Linse im Anschnitt. Der dritte zeigt bereits den hinteren oder temporalen Lappen des Umschlagsrandes der Augenblase; hier ist noch in keiner ihrer beiden Lamellen etwas vom Pigment zu sehen. Der vierte Schnitt zeigt wesentlich dasselbe, nur im Pigmentblatt vielleicht schon eine Spur von Pigment. Das aus der eigentlichen Retina fortgesetzte innere Blatt der Augenblase, also die innere Lamelle der Pars caeca retinae im weiteren Sinne des Wortes, zu der wir Pigment- und Retinalblatt rechnen, stellt auf diesem Schnitt ein sehr schönes, regelmässiges hohes Zylinderepithel mit zahlreichen, dem hier gut sichtbaren spaltförmigen Rest des „Sehventrikels“ zugewendeten Mitosen dar. Diese liegen also wieder, wie sonst in Epithelien, an der genetisch freien Seite des Epithels. Der nächste, also fünfte Schnitt durchs Auge zeigt bereits einen Anschnitt des dorsalen Lappens des Umschlagsrandes der Augenblase; er ist durch eine mit Blutgefässen und Bindegewebe gefüllte Lücke vom oberen Rand des temporalen Lappens getrennt. Der Schnitt geht also

durch die hintere obere Randkerbe der Augenblase. Die nächstfolgenden Schnitte zeigen einerseits die Verbindung des dorsalen und temporalen Lappens, andererseits auch schon den Anschnitt des vorderen oder nasalen Lappens, der aber noch durch eine Lücke vom oberen Lappen getrennt ist. Auf den folgenden Schnitten tritt alsbald der untere hintere und zuletzt der untere vordere Lappen des Augenblasenrandes in die Erscheinung. Der untere vordere Lappen ist dabei in dieser Serie deutlich durch eine Randkerbe vom vorderen oder nasalen Lappen getrennt während der untere hintere Lappen direkt, also ohne Randkerbe, aus dem ventralen Ende des temporalen Lappens fortgesetzt ist. Zwischen die beiden unteren Lappen schneidet, wie früher, die fötale Augenspalte ein. Ich hebe dies alles mit Absicht hervor, weil es so gut wie unbekannt ist, aber andererseits für die ganze morphologische Auffassung des Auges, sowie auch für die Deutung gewisser Missbildungen, also in klinischer und pathologischer Beziehung, von Wichtigkeit ist. Dem Gesagten zufolge ist also zu beachten, dass wir am Pupillarrande der Iris — die Augenblase bildet ja bekanntlich die Grundlage, auf der sich Iris und Chorioidea entwickeln und ohne die sie sich nicht bilden können — ausser der in seiner Mitte einschneidenden fötalen Augenspalte noch vier Randkerben zu unterscheiden haben. Die eine oder andere dieser Randkerben kann unscheinbar sein oder vielleicht überhaupt nicht zur Ausbildung kommen. Stets sind die Randkerben an ganz bestimmten Stellen des Augenblasenrandes gelegen und wir können nach dieser ihrer Lage zwei obere oder dorsale, nämlich eine nasale und eine temporale und zwei untere oder ventrale, und zwar wieder eine nasale und eine temporale, unterscheiden. Zwischen den beiden ventralen Randkerben, also in der Mitte des unteren Randes, schneidet die fötale Augenspalte ein. Diese zieht, wie wir gesehen haben, über die ganze untere Fläche der Augenblase und über den lateralen Teil des Optikus, während die Randkerben nur sehr seichte Einbuchtungen des Pupillarrandes der Pars iridica retinae darstellen.

So wie wir am ganzen Auge zu dieser Zeit (vgl. den Äquatorialschnitt der Fig. 11) und ebenso auch an den nächst jüngeren und nächst älteren Embryonen vier Wände unterscheiden können, die unter abgerundeten rechten Winkeln aneinander stossen, so können wir auch am Pupillarrande der Augenblase vier Ränder

unterscheiden. An der Pars caeca retinae im weitesten Sinne des Wortes (vgl. oben sowie das weiter unten Gesagte) unterscheidet man schon jetzt zwei Teile: der dem Pupillarrande zunächst liegende, also sicher die Grundlage der Iris liefernde Teil, stellt zwei einschichtige Epithelien dar; er ist sehr schmal und reicht nur über einige wenige Schnitte (bei einer Schnittdicke von $10\ \mu$). Sein inneres oder retinales Blatt wird alsbald dicker und mehrreihig, behält aber, wie ich glaube, die Einschichtigkeit bei. Dieser Teil stellt die Anlage der retinalen Lamelle der Pars ciliaris retinae dar und bildet zu dieser Zeit in seinem Bau insofern einen Übergang zwischen Pars iridica und Pars optica retinae, als er zwar sehr viel dicker als jene ist, aber keine Spur einer Differenzierung einer Nervenfaserschicht erkennen lässt. Während die fötale Augenspalte an der Pars iridica der Augenblase noch offen ist, beginnt sie sich beim Übergang in die Pars ciliaris zu schliessen. An der Verschlussstelle tritt ein, wohl aus der Konfluenz der beiden in den Umschlagsrändern enthaltenen Spalträume entstandener dreieckiger Raum auf, den man nun bis zur medialen Wand des Bulbus verfolgen kann. Schon an diesem dreieckigen Raume ist die Verschlussstelle der Augenspalte überall deutlich erkennbar. Von der eigentümlichen Art des Sehnerveneintritts war schon die Rede; das früher Gesagte gilt auch für dieses Stadium. Dicht medial vom Bulbus öffnet sich die fötale Augenspalte wieder, um nebst einer geringen Menge Bindegewebes ein einfaches Gefäss, die Art. hyaloidea, von der aus sich bekanntlich später die A. centralis retinae entwickelt, eintreten zu lassen. Eine die Arterie begleitende Vene fehlt. Ich hebe diese übrigens seit langem bekannte Tatsache hervor und bemerke, dass das Gleiche für alle von mir untersuchten Säugetiere gilt. Das Blut muss also aus dem die Linse umgebenden Gefässnetz über den Pupillarrand durch die vier Kerben abfliessen. Davon wird am Schluss der Abhandlung noch die Rede sein.

Von der Linse bemerke ich, dass die Fasermasse schon sehr mächtig gewuchert ist und die Höhle des Linsenbläschens fast vollständig ausfüllt. Im übrigen verweise ich auf meine Linsenarbeit (Fig. 11, Taf. I und Fig. 1, Taf. II). Dort sieht man auch, dass die Zellmasse, die ursprünglich in so grosser Mächtigkeit den Hohlraum des Linsenbläschens erfüllt hat, jetzt bis auf einige wenige unscheinbare Reste geschwunden ist.

Was nun den Schnitt der Fig. 11, Taf. X der vorliegenden Abhandlung betrifft, so ist er der dritte, medial vom letzten Rest der Linse durchs Auge geführte. Der erste dieser drei Schnitte, der unmittelbar neben der Linse durchs Auge gelegt ist, zeigt in Beziehung auf die Gefässe und das sie begleitende Bindegewebe dasselbe Verhalten, wie der in Fig. 10 abgebildete Schnitt aus dem Stadium XIII. Der abgebildete Schnitt zeigt zunächst wieder die ungefähr rechteckige Form des Bulbus und damit im Zusammenhang die Teilung der Retina in zwei Lappen. Zwischen diese schneidet von oben her wieder die schon erwähnte Leiste oder Falte ein, während zugleich an der ventralen Seite von der Verschlussstelle der fötalen Augenspalte eine zweite Falte vorspringt, die indessen ganz anders aussieht als die dorsale. Diese ventrale Falte enthält eine dreieckige Höhle, deren Boden von dem auffallenderweise hier nicht pigmentierten Tapetum nigrum gebildet wird. Dem Boden des dreieckigen Raumes liegen auf diesem Schnitt drei Zellen auf, die wohl während des Verschlusses der fötalen Augenspalte aus den Rändern der Blase ausgetreten sind. Über die Kante der von unten her in den Glaskörperaum vorspringenden Falte setzt sich die Nervenfaserschicht oder der Randschleier der Retina kontinuierlich von dem einen Lappen auf den anderen fort. Dadurch unterscheidet sich diese Falte sehr wesentlich von der dorsalen, die auf diesem und den nach innen zu folgenden Schnitten auch jetzt noch keinerlei Differenzierung erkennen lässt, so dass also durch sie die Nervenfaserschichten oder Randschleier der beiden Lappen sehr scharf auseinander gehalten werden. Der frei vorspringende Teil der Falte zeigt sogar auf diesem und den nächst vorhergehenden Schnitten noch insofern eine Eigentümlichkeit, als er von dem basalen Teil der Falte durch eine Furche geschieden ist (auf dem abgebildeten Schnitte nur auf der rechten Seite zu sehen). So sieht, was ich mit grossem Nachdruck betone, die Falte jetzt nur auf Schnitten aus, welche das Auge medial von der Linse, also schon in der Nähe des Augenhintergrundes treffen. An allen mehr nach aussen geführten Äquatorialschnitten, also an allen, welche noch die Linse treffen, ist die Falte sehr viel niedriger als an dem abgebildeten Schnitt, und die beiden Hälften oder Lappen der Retina gehen hier in flachem, sanftem Bogen ineinander über. Die Falte hat also in dem äusseren, der

Haut benachbarten Teil des Bulbus zu schwinden begonnen, so dass die Retina hier allmählich ein glatteres Aussehen bekommt. Vom Augenhintergrund aber springt die Falte noch ungemein scharf in den Glaskörperraum vor. In der grösseren äusseren Hälfte des Bulbus, wo die Falte nur mehr ganz wenig vorspringt und die beiden Lappen der Retina dadurch allmählicher ineinander übergehen, hat sich bereits eine Verbindung der Nervenfaserschicht oder des Randschleiers der beiden Lappen herzustellen begonnen. Freilich ist sie noch recht dünn und unscheinbar, aber sie ist zweifellos vorhanden.

So hat also in diesem Stadium die Entwicklung der Retina bedeutende Fortschritte gemacht, Fortschritte, die sich vor allem darin kundgeben, dass die, ihre beiden Lappen voneinander trennende Falte in der grösseren äusseren Hälfte des Bulbus sich abzuflachen begonnen hat und nur mehr im Augenhintergrund noch so scharf wie in früheren Stadien nach innen vorspringt. Die Falte schwindet also in der Richtung von aussen nach innen.

Von den Stadien XVI und XVII meines Tafelwerkes über Gesichtsentwicklung habe ich wieder, um Figuren und Kosten zu sparen, keine Schnitte gezeichnet. Ich will aber kurz das Wichtigste beschreiben, was an ihnen zu sehen ist. Embryonen aus dem Stadium XVI sind ungefähr $13\frac{1}{2}$ Tage alt. Genau habe ich ihr Alter nicht bestimmt. — Die Augen solcher Embryonen stehen schon etwas schief, d. h. ihre Achsen konvergieren nach hinten, so dass also Sagittalschnitte durch die Embryonen nicht mehr reine Äquatorialschnitte durch das Auge geben. Die temporale Seite wird demnach früher getroffen als die nasale. Dies war auch schon beim Embryo aus dem Stadium XV der Fall, indessen ist jetzt die Schiefstellung des Auges merklicher. Zu dieser Zeit sind die beiden dorsalen und die untere nasale Randkerbe noch sehr schön zu sehen. Dagegen ist die fötale Augenspalte bis an den Pupillarrand geschlossen. Die Verschlussstelle ist an einer kleinen spaltförmigen Höhle zu erkennen, die medianwärts zu mehr dreieckig wird, aber immer sehr viel kleiner bleibt, als sie z. B. auf dem Schnitt der Fig 11 des vorigen Stadiums ist. An der Pars iridica retinae kann man wieder das äussere, aus mehr kubischen Zellen bestehende Pigmentblatt und das innere, aus Zylinderzellen bestehende, aus der eigentlichen Retina fortgesetzte Blatt unterscheiden. Letzteres ist überall, ersteres am Pupillar-

rande frei von Pigment. Die Pars ciliaris retinae unterscheidet sich, wie im vorigen Stadium, durch die Dicke und Mehrreihigkeit ihres retinalen Blattes von der Pars iridica, dagegen von der Pars optica durch den gänzlichen Mangel einer Nervenfaserschicht. Weder an der Pars iridica noch an der Pars ciliaris ist jetzt an der dorsalen Wand der Augenblase etwas von einer nach unten vorspringenden Falte zu sehen. Eine solche tritt erst auf den Schnitten auf, welche durch den Übergang zwischen Pars caeca und Pars optica führen. Zunächst aber gibt sie sich nur als eine ganz geringfügige Hervorwölbung der dorsalen Augenblasenwand in den Glaskörperraum, an der sich jetzt auch das Tapetum nigrum beteiligt, zu erkennen. Zwischen Tapetum und Retina ist hier keine Spur eines „Sehventrikels“, wie er noch im vorigen Stadium hier zu sehen war, mehr vorhanden. Die Nervenfaserschicht der einen Hälfte der Retina geht hier kontinuierlich in die der anderen Hälfte über, ist aber in der Mitte noch ausserordentlich dünn und je weiter nach aussen zu um so weniger sicher erkennbar. Weiter medianwärts aber wird sie sehr deutlich. Gegenüber dem letzten Rest der dorsalen Falte der Retina springt auch von der ventralen Wand eine ganz unansehnliche Falte ins Innere des Auges vor. Sie entspricht der Stelle, an der die Ränder der fötalen Augenspalte zur Verwachsung gekommen sind. Hier, aber nur an einer sehr beschränkten Stelle, ist die Nervenfaserschicht etwas dünner als weiter nasal- und temporalwärts und ausserdem springt von unten her die an der Verwachsungsstelle eben noch erhalten gebliebene dreieckige Höhle vor. Die Retina ist infolgedessen an der Verwachsungsstelle der fötalen Augenspalte ein wenig dünner als sonst. Schnitte, die das Auge in diesem Stadium in denselben Ebenen treffen, wie die, welche in den Fig. 10 und 11 zur Darstellung gekommen sind, zeigen nichts von einer so scharf vorspringenden dorsalen Falte oder Leiste der Retina, wie sie an diesen Figuren zu sehen ist. Erst wenn man sich in der Untersuchung der Serie noch mehr dem Augengrund nähert, sieht man zunächst dicht unter der dorsalen Wand der Augenblase, aber von dieser vollkommen getrennt, innerhalb des Glaskörperraumes eine rundliche Zellmasse, die sich schon auf dem nächsten Schnitt mit der Retina verbindet und alsbald auf den folgenden Schnitten mächtiger wird. Die die beiden Lappen der Retina und damit zugleich die beiden Buchten des Glaskörperraumes voneinander

trennende Falte schickt also jetzt einen kleinen, auf dem Querschnitt rundlichen Fortsatz nach vorn. Die Falte nimmt sehr rasch gegen den hinteren Augengrund an Höhe zu und erstreckt sich hier bis zur Eintrittsstelle des Optikus, die auch jetzt noch die schon früher beschriebene Eigentümlichkeit zeigt. Der Optikus ist also wieder in die dorsale Hälfte des Bulbus hineingestülpt. Im Bereiche der Falte zeigt die Retina auch in diesem Stadium noch keine Differenzierung; es ist also auch jetzt noch im Augenhintergrund dorsal vom Optikus die Nervenfaserschicht des nasalen Lappens der Retina von der des temporalen getrennt. Ventral vom Optikus aber geht die Nervenfaserschicht des einen Lappens kontinuierlich in die des anderen über. Auch jetzt ist sicher nur ein einziges Gefäß im Optikus enthalten.

Endlich bemerke ich, dass man zu dieser Zeit das Auge schon mit voller Sicherheit orientieren kann, indem die Augenmuskeln bereits deutlich auf den Schnitten kenntlich sind. Der Rectus superior liegt unmittelbar über der Mitte der dorsalen Wand der Augenblase, genau an der Stelle, an welcher die die beiden Lappen der Retina trennende Falte in den Glaskörperaum vorspringt. Auch Rectus medialis und lateralis sind schon deutlich erkennbar, dagegen ist der Rectus inferior jetzt noch undeutlich. Hat man die Anlagen der Augenmuskeln bei Embryonen dieses Stadiums einmal erkannt, so gelingt es leicht, sie auch in frühere Stadien, etwa bis in das Stadium XII, zurückzuverfolgen. Dadurch rechtfertigt sich also auch die Orientierung, welche ich meinen Figuren gegeben habe.

Der letzte in meinem Tafelwerk gezeichnete Kaninchenembryo (Stadium XVII) war ungefähr 14 Tage alt. Er zeigte schon die Anlagen von ein paar Schnurrhaaren an der Oberlippe, die Ohrmuschel trat mit ihrer Spitze vom Vorderrande des zweiten Kiemenbogens oder Hyoidbogens scharf hervor und auch sonst entsprach dieser Embryo dem von Minot und Taylor auf Taf. II, Fig. 30 abgebildeten Embryo. Die Augen stehen zu dieser Zeit noch mehr schief als früher und im Zusammenhang damit erscheint auf der Sagittalschnittserie der temporale Rand der Augenblase viel früher (8—9 Schnitte bei einer Schnittdicke von 10 μ) als der nasale. Die Randkerben der Augenblase oder die Incisuren des Pupillarrandes beginnen zu schwinden; am deutlichsten ist

jetzt noch die vordere ventrale. Wie schon im früheren Stadium ist auch jetzt die fötale Augenspalte bis zum Pupillarrande geschlossen; höchstens der erste Schnitt durch den unteren Rand der Augenblase lässt vielleicht noch eine Spur davon erkennen. Die Verwachungsstelle der Spalte ist aber in der nächsten Nähe des Pupillarrandes noch deutlich an einer kleinen Höhle zwischen den beiden Lamellen der Augenblase erkennbar. Weiter nach innen zu schwindet diese Höhle, so dass also Pigmentblatt und eigentliche Retina an der ventralen Wand der Augenblase von nun an bis zum Optikuseintritt aneinander liegen. Anders ist dies an der dorsalen Wand. Hier liegen zwar auch in den zwei äusseren Dritteln des Auges die beiden Blätter der Augenblase unmittelbar aneinander, im medialen Drittel aber, also auch entsprechend dem Augengrund, sind sie voneinander durch einen ungefähr dreieckigen Raum getrennt. Hier bleibt also ein letzter Rest des „Sehventrikels“ noch sehr lange Zeit erhalten. Dieser Rest erweitert sich nach hinten zu beträchtlich und hat die grösste Ausdehnung in der Nähe des Optikuseintritts. Die Wand dieses dreieckigen Restes des „Sehventrikels“ wird oben vom Tapetum gebildet (man vgl. zum Verständnis des Gesagten die Fig. 11, Taf. X), das aber hier etwas anders beschaffen ist als überall sonst. Zunächst ist es dorsalwärts etwas ausgebuchtet; sodann stehen seine Zellen viel dichter nebeneinander und die Zellkerne färben sich ungemein intensiv. Dadurch hebt sich dieser Teil des Tapetum schon bei schwacher Vergrösserung sehr scharf von der Umgebung ab. Was die Retina selbst und die von ihr vorspringende Falte betrifft, so erscheint zunächst die Augenblase als Ganzes an der dorsalen und ventralen Wand in der Mitte etwas eingesunken, wodurch die schon früher auffallende Lappung der Retina und die damit zusammenhängende Scheidung des Glaskörpers in zwei Buchten sehr deutlich zum Ausdruck kommt. Aber eine eigentliche Falte der Retina, wie sie früher überall bestand, fehlt sicher jetzt in den zwei äusseren Dritteln des Auges; erst im medialen Drittel, also schon in der Nähe des Augenhintergrundes, tritt die Falte wieder auf. Wie im vorigen Stadium schiebt sie von ihrem Vorderende einen kleinen Fortsatz nach vorn, der auf dem Äquatorialschnitt unmittelbar zwischen Retina und dem Stamm der Art. hyaloidea liegt. An dieser Stelle und von hier an noch etwas nach aussen zu, also an den Schnitten, welche noch die Linse

treffen, ist die Retina in der Mitte der dorsalen Wand des Auges auffallend dünn. Von aussen schneidet hier der Rest des „Seh-ventrikels“ ein und von innen eine sehr schmale Furche, auf deren Grund die Retina, wie auch früher, solange eine Falte vorhanden war, noch keine Differenzierung zeigt. Im Bereiche dieser Furche ist also auch jetzt noch eine Strecke weit die Nervenfaserschicht der beiden Lappen der Retina geteilt. Die Falte, die im medialen Drittel der Augenblase in den Glaskörperraum vorspringt, verhält sich wie in dem vorigen Stadium, zeigt also auch jetzt noch keine Differenzierung.

Ich besitze noch einige weitere Sagittalschnittserien durch Embryonen desselben oder ähnlichen Alters und Entwicklungsgrades, wie die soeben beschriebenen. Sie stimmen alle miteinander überein und zeigen alle dasselbe. Auf allen sieht man ohne weiteres die Lappung der Retina und die Scheidung des Glaskörperraumes in eine nasale und eine temporale Bucht. Ein besonderes Interesse bietet dann noch die Untersuchung der Augen solcher Embryonen auf Quer- und Horizontalschnitten. Ich habe eine ganze Reihe solcher Serien untersucht und teile nach meinen Beobachtungen zur Ergänzung und Vervollständigung des Gesagten noch folgendes mit. Ich brauche nach dem bereits Gesagten kaum noch zu erwähnen, dass es, wenn man sich einmal durch die Untersuchung von Sagittalschnittserien, die, wie erwähnt, das Auge parallel zur Äquatorialebene treffen, davon überzeugt hat, dass die Retina von der frühesten Zeit der Entwicklung an aus zwei Lappen besteht, mit leichter Mühe gelingt, sich auch an Schnitten, die das Auge in irgend einer anderen Richtung treffen, von dieser Tatsache zu überzeugen. Man staunt, dass diese Beobachtung nicht längst gemacht wurde. Auch davon, dass die, die beiden Lappen trennende Falte zu einer Zeit, wo die Lappen selbst bereits eine deutliche Nervenfaserschicht erkennen lassen, noch keine Differenzierung aufweist, kann man sich leicht überzeugen. Ebenso davon, dass der Optikus in eigentümlicher Weise in das Auge hineingestülpt ist und dass sich die Eintrittsstelle mehr und mehr dorsalwärts verschiebt. Was das Tapetum nigrum betrifft, so sieht man, dass es vorn, also im Bereiche der Pars caeca, beträchtlich dicker ist als hinten am Augenhintergrund. Dieser Dickenunterschied beruht auf der Verschiedenheit des Epithels der Pars caeca und Pars optica. Es

ist zwar überall einschichtig, aber in der Pars caeca sind die Zellen hoch, zylindrisch, im Bereich der Pars optica niedrig, mehr oder weniger kubisch. Die Kerne sind in der Pars caeca tief bodenständig und zugleich oval, in der Pars optica stehen sie, wenn sie auch der basalen Seite etwas näher stehen als der freien, doch nicht so weit von dieser entfernt, als in der Pars caeca. In dieser sind die Pigmentkörnchen viel zahlreicher und dichter gestellt als in jener, wo sie in jüngeren Stadien ganz zerstreut und vereinzelt liegen können. Stets kann man sich überzeugen, dass die Bildungsstufe der Pigmentkörnchen die innere, der Retina zugewendete, also genetisch freie Seite der Zellen ist. Über den vertikalen Meridian des Bulbus verläuft, wie es scheint, in gewissen Stadien ein pigmentloser oder wenig pigmentierter Streifen (vgl. dazu die Fig. 11, Taf. X). Unter meinen Serien befindet sich eine durch einen Embryo von etwa $14\frac{1}{2}$ Tagen, bei dem im äusseren Blatt der Retina überhaupt kein Pigment vorhanden ist; es handelte sich also um einen albinotischen Embryo. Endlich bemerke ich, dass man häufig auch später noch im Pupillarrande einen kleinen Rest des „Sehventrikels“ findet.

Das Wachstum der Embryonen und damit zugleich die weitere Ausbildung und Differenzierung ihrer Organe schreitet nun sehr rasch fort. Was das Längenwachstum betrifft, so führe ich einige Zahlen von Minot und Taylor an, wozu ich bemerke, dass dieselben mit meinen Erfahrungen gut übereinstimmen. Die Maße sind nach Fixierung in Zenkerscher Flüssigkeit genommen und das Alter nach dem Zeitpunkt der Kohabitation bestimmt. Letzteres ist natürlich zu hoch angegeben, da die Befruchtung des Eies nicht unmittelbar auf die Kohabitation folgt, worüber man namentlich in van Benedens Arbeiten nachlesen mag (vgl. auch meine Monographie über E. van Beneden etc.). Wenn aber auch nach dieser Art der Bestimmung das Alter zu hoch angegeben ist, so lässt sich doch keine andere brauchbare Methode der Altersbestimmung finden. Die nach den genannten Autoren für die Zeit von 10–20 Tagen zusammengestellten Werte sind folgende:

10	Tage alt =	3,8 mm	grösste Länge
$10\frac{1}{2}$	„ „ =	4,8	„ „ „
11	„ „ =	5,4	„ „ „

11 ¹ / ₂	Tage alt	=	6,0	mm	grösste	Länge
12	" "	=	6,0	" "	" "	" "
12 ¹ / ₂	" "	=	7,6	" "	" "	" "
13	" "	=	9,8	" "	" "	" "
14	" "	=	10,6	" "	" "	" "
15	" "	=	12,4	" "	" "	" "
16	" "	=	16,2	" "	" "	" "
16 ¹ / ₂	" "	=	17,6	" "	" "	" "
17	" "	=	21,0	" "	" "	" "
18	" "	=	24,4	" "	" "	" "
20	" "	=	29,0	" "	" "	" "

Die angeführten Zahlen sind keine Mittelwerte, sondern beziehen sich auf spezielle Fälle. Es sind daher natürlich auch Abweichungen davon zu erwarten und man darf keineswegs glauben, dass ein Embryo von 14 Tagen auch immer 10,6 mm in der grössten Länge messen müsse. Dies erhellt schon aus der Tabelle selbst; so heisst es, dass ein Embryo von 11¹/₂ Tagen 6,0 mm lang war und dasselbe Maß wird für einen Embryo von 12 Tagen angegeben. Unter meinen Serien befindet sich eine, welche ich vor 25—30 Jahren angefertigt habe, auf der notiert ist, dass der Embryo 16 Tage alt war, bei einer grössten Länge von 16,0 mm; eine andere Serie aus derselben Zeit trägt den Vermerk: Alter 16 Tage, grösste Länge 17 mm. Beide Angaben können richtig sein und ich habe keinen Grund, daran zu zweifeln, dass sie es in der Tat sind. — Von 15 und 16 Tage alten Embryonen besitze ich mehrere Quer- und Sagittalschnittserien. Ganz besonders schön sind zwei Sagittal- und eine Querschnittserie von 15 Tage alten Embryonen. Die grösste Länge habe ich bei ihnen leider unmittelbar nach der Fixierung, vor dem Einbetten, nicht gemessen. An der einen der beiden Sagittalschnittserien, auf der der Embryo in seiner ganzen Länge geschnitten ist, beträgt sie auf dem Medianschnitt 11,2 mm. Nun geben Minot und Taylor für einen Embryo von 14 Tagen eine grösste Länge von 10,6 mm und für einen solchen von 15 Tagen eine solche von 12,4 mm an; dagegen hatte ein Embryo von 16 Tagen eine solche von 16,2 mm. Wenn man nun die Schrumpfung in Rechnung zieht, die die Embryonen beim Einbetten in Paraffin erfahren, so wird man finden, dass das Längenmaß von 11,2 mm ganz gut zu dem notierten Alter von 15 Tagen stimmt. Wie wir

gesehen haben, geben Äquatorialschnitte durch das Auge von Embryonen aus dem Stadium XV, also von Embryonen von ungefähr 13 Tagen, Bilder, wie ein solches auf Taf. X, Fig. 11 zur Darstellung gebracht ist. Hier scheiden zwei Falten, eine dorsale und eine ventrale, den Glaskörperraum unvollständig in eine nasale und eine temporale Hälfte. Nach hinten, also medianwärts, reichen die beiden Falten bis zum Sehnerveneintritt. Die dorsale Falte, die, wie die Untersuchung gelehrt hat, zuerst auftritt, also die ursprünglichere ist, können wir als primäre, die ventrale, die erst während und nach dem Verschluss der fötalen Augenspalte entsteht (man vgl. das Stadium der Fig. 11 mit den Stadien der Fig. 10, 9 und 8), als sekundäre bezeichnen. Die dorsale Falte hat sich im Stadium der Fig. 11 in der grösseren äusseren Hälfte des Auges schon rückgebildet: an ihrer Stelle ist hier nur eine unansehnliche Erhebung zurückgeblieben. Denkt man sich an der Figur den von der dorsalen Falte nach unten vorspringenden Zapfen weg, so erhält man ungefähr das Bild, das die weiter nach aussen durch das Auge gelegten Schnitte geben. Während also in der grösseren äusseren Hälfte des Auges die dorsale Falte bis auf eine mässig hohe Vorragung oder Erhebung geschwunden ist, ist sie im medialen Drittel des Auges bis zum Optikuseintritt im Stadium der Fig. 11 noch mächtig entwickelt. Die ventrale oder sekundäre Falte, die der Lage und Entstehung nach der fötalen Augenspalte entspricht, reicht ihrerseits auch bis zum Augenhintergrund, also bis zum Optikuseintritt. Dieser befindet sich aber, wie schon erwähnt wurde, zu dieser Zeit und auch schon bei etwas jüngeren Embryonen bereits dorsal vom hinteren Augenpol oder dorsal vom horizontalen Meridian. Die ventrale Falte zieht also auch über die tiefste Stelle des Augengrundes bis zu dem dorsal vom horizontalen Meridian gelegenen Sehnerveneintritt. Im horizontalen Meridian selbst aber befindet sich später die von Kühne und anderen beschriebene Sehleiste, eine horizontal verlaufende Area centralis, über deren Mitte die Papilla nervi optici liegt. Die Area gehört also (beim Kaninchen) dem ventral vom Optikus liegenden Teil der Retina an, mit welchem die primäre Falte der Retina nichts zu tun hat. — Denkt man sich nun an der Fig. 11, Taf. X den Zapfen, der sich ventralwärts an die dorsale Falte anschliesst, weg, und

die Falte selbst etwas flacher und stellt man sich weiter vor, dass auch die ventrale, von der Verschlusslinie der fötalen Augenspalte vortretende Falte flacher ist, so bekommt man das Bild, das Äquatorialschnitte durch das Auge eines Embryo von 15 oder 16 Tagen geben. Wie früher, ist das Auge noch rechteckig mit abgerundeten Winkeln; wie früher, lässt es noch eine nasale und eine temporale Hälfte der Retina und eine nasale und eine temporale Bucht des Glaskörperaumes erkennen, aber die Scheidung ist bei weitem nicht mehr so scharf, als sie in früheren Stadien war. Am Augenhintergrund hat die Differenzierung der Retina, die, wie wir gesehen haben, mit der Bildung der Nervenfaserschicht bezw. des „Randschleiers“ beginnt, weitere Fortschritte gemacht, indem hier bereits eine Ganglienzellschicht und mit ihr zugleich eine innere retikuläre Schicht deutlich zu unterscheiden sind. Davon wird übrigens gleich noch bei Besprechung eines älteren Embryo die Rede sein. Der Optikus ist bei Embryonen von 15 und 16 Tagen bei weitem nicht mehr so tief in das Auge hineingestülpt als dies bisher in einer grösseren Reihe von Stadien der Fall war. Infolgedessen sind auch die Bilder, welche Äquatorialschnittserien durch den Bulbus, also Sagittalschnittserien durch den Embryo geben, sehr viel leichter verständlich. Begreiflicherweise bieten daher auch Horizontalschnitte durch den Optikuseintritt dem Verständnis keinerlei Schwierigkeiten. Wie früher, ist auch jetzt im Optikus nur ein einziges Gefäss, die Art. hyaloidea, eingeschlossen.

Die Pars caeca retinae setzt sich jetzt etwas deutlicher und scharfer von der Pars optica ab als früher. Die letztere lässt auf Schnitten in der Richtung des horizontalen Meridians, wie schon aus dem Gesagten geschlossen werden kann, zwei Strecken erkennen: eine hintere, bei weitem grössere, die sich vom Augenhintergrund bis zum Aequator bulbi oder selbst noch etwas darüber hinaus nach vorn erstreckt und eine vordere kleinere, an welche sich schliesslich die Pars caeca anschliesst. Im hinteren, grösseren Bereich ist die Pars optica höher differenziert, indem sie hier schon eine Ganglienzellen- und innere retikuläre Schicht erkennen lässt; im vorderen Bereich aber ist, wie früher, nur eine Nervenfaserschicht vorhanden und diese wird gegen die Pars caeca zu allmählich dünner, um hier ganz zu verschwinden. Wie früher, kann man auch jetzt die Pars caeca wieder in zwei Teile teilen:

in die mächtigere, breitere und dickere Pars ciliaris und die sehr schmale und viel dünnere Pars iridica; im Bereiche der letzteren ein einfaches, einreihiges Zylinderepithel. Von den Kerben des Pupillarrandes sind die vorderen vielleicht eben noch angedeutet. Von einem Rest der fötalen Augenspalte ist nirgends etwas zu sehen. Die Stelle, an der sie sich geschlossen hat, ist nur an der schon erwähnten Einbuchtung der ventralen Wand der Retina zu erkennen. Der „Sehventrikel“ ist gänzlich geschwunden.

Der nächste Embryo, dessen beide Augen ich in Äquatorialschnitte zerlegt habe, war 20 mm lang. Minot und Taylor geben von einem Embryo von 17 Tagen an, dass er 21,0 mm lang war. Dagegen hatte, wie aus der obigen Tabelle hervorgeht, ein Embryo von 16½ Tagen nur eine Länge von 17,6 mm. Die Grössendifferenz ist also eine sehr beträchtliche. Dem raschen Wachstum des ganzen Embryo entspricht nun natürlich auch ein rasches Wachstum seiner Organe. Einen Schnitt durch das linke Auge dieses Embryo habe ich bei schwächerer Vergrösserung auf Taf. X, Fig. 12 abgebildet. Der Schnitt ist nicht ganz genau äquatorial geführt, sondern ein klein wenig schief; indessen tut dies der Klarheit des Bildes keinen Eintrag. Zur Orientierung habe ich auch einen Teil der Umgebung eingetragen: den Rectus sup. (r. s.), inferior (r. i.) und lat. (r. l.); ebenso den hier bereits mit der Sklera in Verbindung getretenen Rect. medialis (r. m.); ausserdem sieht man den Obliquus sup. (ob. s.) und lateralwärts neben ihm den Levator palpebrae sup. (l. p.), endlich unter dem Rect. inf. den Obl. inf. (ob. i.); natürlich wird dieser auf den vorhergehenden und nachfolgenden Schnitten der Serie in anderer Lage zum Rect. inf. angetroffen als hier. — Das, was zunächst an dem Bild in die Augen fällt, ist, dass der Äquatorialschnitt durchs Auge nicht kreisrund, sondern elliptisch ist mit horizontal gestellter langer Achse. Wir werden sehen, dass dies auch für das menschliche Auge in einem korrespondierenden Entwicklungsstadium gilt. So auffallend diese Erscheinung ist, so wird sie uns vielleicht einigermaßen verständlich, wenn wir bedenken, dass während einer langen Zeit der Entwicklung Äquatorialschnitte durchs Auge eine viereckige Form hatten, wobei die langen Seiten horizontal, die kurzen vertikal standen; man erinnere sich nur an die Fig. 11, 10 und 9. Diese Form aber selbst wird vielleicht wieder dadurch

etwas verständlich, dass das Auge, oder vielmehr sein wesentlicher Bestandteil, die Retina, zu dieser Zeit aus zwei Lappen, einem nasalen und einem temporalen, besteht. Die Frage dreht sich also vielleicht in letzter Linie doch wieder darum: Warum besitzt das Auge anfangs zwei Lappen, wie ist diese Bildung zu verstehen und zu erklären? Darauf werde ich am Schluss der Arbeit zurückkommen. — An dem abgebildeten Schnitt, der hinter der Linse durch den Bulbus geht, ist weder oben noch unten etwas von einer Falte der Retina oder auch nur von dem Rest einer solchen Falte zu sehen; höchstens könnte man vielleicht eine etwas dünnere Stelle der dorsalen Wand der Retina, unterhalb der Mitte des Querschnittes des Rectus sup., als eine Reminiszenz der ursprünglichen Scheidung der Retina in eine nasale und temporale Hälfte betrachten. Während an den Schnitten, die noch die Linse treffen, der Glaskörper fast überall der Innenfläche der Retina anliegt, hat er sich an dem abgebildeten Schnitte und ebenso an den folgenden weit von ihr abgehoben; mit anderen Worten, er hat sich, was auch Frontalschnitte zeigen, von der Innenfläche der Retina gegen die Linse zusammengezogen. In der dorsalen Hälfte des geschrumpften Glaskörpers sieht man den Querschnitt der Arteria hyaloidea; zerstreut sehr zahlreiche Gefässe und lockeres, diese begleitendes Bindegewebe. Eine Vena hyaloidea gibt es ebensowenig wie früher; das Blut fließt offenbar auch jetzt noch um den Pupillarrand durch die äusseren Gefässe des Bulbus ab. Wenn man sich die Art. hyaloidea, so wie sie auf dem abgebildeten Schnitte zu sehen ist, auf den Augenhintergrund projiziert denkt, so würde man ziemlich genau zur Eintrittsstelle des Optikus kommen. Wie schon erwähnt, tritt dieser ja beim Kaninchen nicht, wie beim Menschen, medial vom hinteren Pol des Augapfels ein, sondern dorsal davon.

Zwischen Glaskörperrest und Innenfläche der Retina findet sich an dem abgebildeten Schnitte und ebenso an den benachbarten reichliches, flockiges Gerinnsel, das sich zweifellos aus der bei der postmortalen Ablösung des Glaskörpers ausgetretenen Flüssigkeit niedergeschlagen hat und selbstverständlich mit dem Gewebe des Glaskörpers nicht das geringste zu tun hat. — Ich habe es daher auch nicht in die Zeichnung eingetragen. — Die Differenzierung der Pars optica retinae hat weitere Fortschritte gemacht. Schon bei ganz schwacher Vergrößerung kann man an

einem Äquatorialschnitt, der den Bulbus hinter der Linse trifft, von innen nach aussen folgende Schichten unterscheiden: zu innerst die Nervenfaserschicht, ihr zunächst die Ganglienzellenschicht, dann einen weder nach aussen noch nach innen irgendwie begrenzten helleren Streifen, der bei sehr schwacher Vergrösserung deutlicher in die Erscheinung tritt als bei starker, die innere retikuläre oder piexiforme Schicht, dann eine reichlich die Hälfte der Dicke der ganzen Retina einnehmende, ungemein kernreiche Schicht, von deren Bedeutung gleich noch gesprochen werden soll, endlich nach aussen zu einen hellen Streifen, in welchem oder in dessen unmittelbarer Nähe fast sämtliche Mitosen der Retina liegen. Auf diese, die eigentliche Retina zusammensetzenden Schichten folgt dann das Tapetum nigrum als einfache Lage pigmentierter kubischer Epithelzellen. Das ganze Auge, soweit es aus der sekundären Augenblase entsteht, ist von einer mässig dicken Schicht sehr derben Bindegewebes eingehüllt, die nach aussen etwas lockerer wird und sehr zahlreiche parallel zur Oberfläche der Retina gestellte, langgestreckte und sich sehr stark färbende Kerne enthält. In dieser Schicht haben wir die gemeinsame Anlage der Chorioidea und Sklera zu erblicken. In ihr sind, dem Tapetum benachbart, zahlreiche Blutgefässquerschnitte zu sehen. Die meisten davon sind vom Tapetum nur durch eine einfache Kernreihe getrennt oder liegen ihm wohl auch direkt an; nur wenige sind etwas weiter von ihm entfernt. Es ist wohl klar, dass diese Blutgefässe dem zur Chorioidea sich entwickelnden Anteil der gemeinsamen Bindegewebshülle angehören.

In Fig. 13 nun ist ein Stück des abgebildeten Schnittes aus der temporalen Seite (t in Fig. 12) bei starker Vergrösserung abgebildet. In der Nervenfaserschicht treten aus dem Gewirr von Fasern solche zweierlei Art besonders deutlich hervor: Zunächst senkrecht zur Oberfläche verlaufende, von denen einzelne noch die Oberfläche überschreiten; diese erscheint übrigens infolge der gewaltsamen Ablösung der Limitans hyaloidea, die dem Glaskörper bei dessen Schrumpfung gefolgt ist, rauh und flockig. Die zweite Art von Fasern verläuft schief von oben und innen nach unten und aussen. Hier und da kann man eine dieser Fasern in einen nach oben und innen verlaufenden Fortsatz einer Zelle der Ganglienzellenschicht übergehen sehen. Der schiefe

Verlauf der Fasern erklärt sich sehr einfach, wenn man die Serie bis zum Eintritt des Optikus verfolgt. Von hier treten nämlich die Fasern, wie längst bekannt ist, in den nasalen und temporalen Abschnitt der Retina ein; sie liegen dabei anfangs so dicht beisammen, dass Krause geradezu ein nasales und ein temporales Bündel von Optikusfasern unterschieden hat. Unterhalb des Optikuseintrittes liegt, wie erwähnt, im horizontalen Meridian die Sehleiste, die Stelle des schärfsten Sehens. Die Fasern ziehen natürlich nicht bloss zu dieser, sondern auch darüber hinaus nach unten und oben. Da nun das abgebildete Stück des Äquatorialschnittes (Fig. 13) aus der temporalen Hälfte, aber ventral von der Sehleiste genommen ist, müssen die Fasern den geschilderten schiefen Verlauf nehmen. Die Ganglienzellenschicht lässt zwei Arten von Kernen und dementsprechend natürlich zwei Arten von Zellen unterscheiden: erstens grosse, rundliche, blasse mit relativ wenig chromatischer Substanz: einige Zellen, die solche Kerne führen, oder wohl auch die Kerne der Zellen selbst sind in der Richtung der schief verlaufenden Optikusfasern abgebogen. Zweitens finden sich langgestreckte, dunkler gefärbte, häufig unregelmässig geformte und wie geschrumpft aussehende Kerne, die sich intensiv färben und deren Längsachsen senkrecht gestellt sind. — Die innere retikuläre Schicht ist, wie erwähnt, eben nur angedeutet. Auf sie folgt dann die ungemein mächtige, verhältnismässig kleine Kerne führende Schicht, die wohl sicher später die innere Körnerschicht, die äussere retikuläre und die äussere Körnerschicht hervorgehen lässt. Eine Differenzierung ist in dieser Schicht zu dieser Zeit nur insofern angedeutet, als geradeso, wie in der Ganglienzellenschicht, zwei Arten von Kernen wahrzunehmen sind: rundliche oder ovale, blasse, chromatinarme und längliche, dunkle, chromatinreiche. Die letzteren dürften wohl — wenigstens zum Teil — Stützfaseren angehören. Die rundlichen oder ovalen Kerne bilden weitaus die Mehrzahl. Irgend etwas, was auf eine Differenzierung von Stäbchen- und Zapfenzellen bezogen werden könnte, ist nicht zu sehen. An der Aussenseite dieser kernreichen Hauptschicht der Retina liegen, wie schon erwähnt, die sehr zahlreichen Mitosen. Solche fehlen in grösserer Tiefe nicht vollständig, sind aber hier nur äusserst seltene Ausnahmen. Nach aussen von den Kernen folgt eine helle Zone, die eine senkrechte Streifung erkennen lässt, ohne dass ich aber an meinen Präparaten etwas

Genaueres daran zu erkennen vermochte. Zur genaueren Analyse dieser Zone wären andere Methoden notwendig. Von der Pigmentschicht ist nichts weiter zu vermerken.

Ein zweiter Embryo, der eine Scheitelsteisslänge von 20 mm und eine Nackensteisslänge von 17 mm hatte, zeigte wesentlich dasselbe, wie der eben beschriebene. Nur war an ihm eine deutliche Limitans externa zu sehen und die körnerreiche Hauptschicht der Retina zeigte nur wenige schmale, dunkle, langgestreckte Kerne, dagegen fast nur rundliche oder ovale.

Endlich besitze ich noch eine Quer- und eine Äquatorialschnittserie durch die Augen eines 47 mm langen, also der völligen Reife schon ziemlich nahen Embryo. Ich bemerke zunächst, dass zu dieser Zeit die Scheidung der Retina in eine Pars optica und eine Pars caeca schon eine ganz scharfe ist. —

Da nun in der Definition dessen, was man als P. optica und P. caeca zu bezeichnen hat, keine Übereinstimmung herrscht und der Ausdruck Pars caeca zuerst von mir in meiner Monographie „Über den Bau und die Entwicklung der Linse“ gebraucht wurde, darf ich wohl ein paar Worte über die hier in Frage kommenden Begriffe und den Gebrauch der erwähnten Bezeichnungen einschalten. Dabei erhebe ich natürlich nicht den geringsten Anspruch, in historischer Beziehung vollständig zu sein; ich verfolge nur den Zweck, zu zeigen, dass der jetzt herrschende Zustand völliger Verwirrung in der Nomenklatur unhaltbar ist. — Gegenbaur hat seinerzeit in seinem Lehrbuch der Anatomie zwar eine Pars ciliaris, aber keine Pars iridica retinae unterschieden. Dagegen hat er allerdings, wie dies übrigens schon längst geschehen war, eine Pigmentschicht an der hinteren Fläche der Iris („Uvea“ bei Henle) unterschieden. Die Pars ciliaris retinae liess er nur aus einer einzigen Lage von Zylinderzellen bestehen; er bezeichnete also mit diesem Namen nur die Fortsetzung des inneren Blattes der sekundären Augenblase. Anders Schwalbe in seinem „Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane“ aus dem Jahre 1887; er rechnete das Pigmentepithel oder Tapetum nigrum zur Retina und bezeichnete es direkt als deren Epithel („Epithel der Retina“). Demnach liess er beide Lamellen oder Blätter der sekundären Augenblase zur Retina werden. Ausserdem unterschied er eine Pars ciliaris und eine Pars iridica retinae und liess beide folgerichtig aus zwei Epithelschichten bestehen, die er von den beiden

Blättern der sekundären Augenblase ableitete; die eine liess er also eine Fortsetzung des *Tapetum nigrum*, die andere eine solche der Retina nach Abrechnung ihres Epithels sein. Ähnlich lautete auch die Darstellung in der noch von Rauber selbst herausgegebenen 5. Auflage seines Lehrbuches der Anatomie aus dem Jahr 1898. Hier unterschied Rauber ein Aussen- und ein Innenblatt der Retina und an dem Aussenblatt ein *Stratum pigmenti retinae*, *Stratum pigmenti corporis ciliaris* und *Stratum pigmenti iridis*. Ebenso an dem Innenblatt eine *Pars optica*, *Pars ciliaris* und *Pars iridica*. — Während aber Rauber ganz richtig das *Stratum pigmenti* oder Pigmentepithel als Aussenblatt der Retina bezeichnete, also zu dieser selbst rechnete, führt Kopsch in der Bearbeitung des Lehrbuches (10. Auflage 1916) das Pigmentepithel als durchaus selbständige Schicht des Auges neben der Retina an. Die Bezeichnungen und Unterscheidungen von „Aussen- und Innenblatt“ der Retina sind geschwunden. — In dem weit verbreiteten Lehrbuch der Histologie von Stöhr endlich werden die *Pars ciliaris* und *Pars iridica retinae* als einschichtige Epithelien beschrieben, es wird also, wie bei Gegenbaur, nur das „Innenblatt der Retina“ Raubers unter dieser Bezeichnung verstanden. Das Gesagte dürfte genügen, um die Differenzen zu zeigen, die hinsichtlich der Definition der Abschnitte der Retina bestehen. Es kann daher von weiteren Beispielen abgesehen werden. Was sollen wir nun Retina nennen?

Wie Hyrtl (*Onomatologia anatomica* 1880) gezeigt hat, ist das Wort Retina geradezu „absurd“, „zweifach barbarisch“ und „unbarmherzig zu verurteilen“. Es stammt weder aus dem Lateinischen, noch aus dem Griechischen, sondern leitet sich aus dem Arabischen her und bedeutet ursprünglich Hülle oder Überwurf. Es soll damit die Umbüllung des Glaskörpers, die schon Galen kannte und mit einem passenden griechischen Worte, das aber keinen Anklang an das Wort Retina hatte, bezeichnete, dieselbe Hülle, die Vesal „*Involucrum corporis vitrei*“ nannte, verstanden werden; jeder weiss, dass diese Hülle nicht im entferntesten eine Ähnlichkeit mit einem Netz hat. Diese Bedeutung einer Hülle des Glaskörpers soll der Retina, wie ich denke, bleiben; abschaffen lässt sich das Wort ja doch nicht. Aber man kann ganz gut den entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen Rechnung tragen und — vom Glaskörper und der

Zonula abgesehen — alles Retina nennen, was aus der sekundären Augenblase entsteht. Die Retina als Ganzes aber teilen wir wieder in eine Pars optica und Pars caeca, Namen, die sich selbst erklären und rechtfertigen. An jedem dieser beiden Abschnitte aber können wir, wie dies schon Rauber getan hat, ein Aussen- und ein Innenblatt, entsprechend seiner Entstehung aus den beiden Lamellen der Augenblase, unterscheiden. Wie an der ganzen Pars caeca unterscheiden wir selbstverständlich auch an ihren beiden Abschnitten, der Pars ciliaris und Pars iridica, wieder zwei Blätter, wie Rauber, und nicht eines, wie Gegenbaur, Kopsch und andere. Will man dann noch weitergehen, so kann man eventuell noch das Innenblatt der Pars optica retinae, also den eigentlichen lichtempfindlichen Apparat, als Retina im engeren Sinne bezeichnen.

Nach dieser Abschweifung gehe ich zur Beschreibung der Augen des 47 mm langen Kaninchenembryo über. Ich habe gesagt, dass an diesem die Scheidung der Retina in eine Pars caeca und Pars optica schon ganz scharf war. An der Grenze zwischen beiden, oder vielleicht schon etwas hinter derselben, wird das Tapetum nigrum retinae rasch höher, bleibt aber immer ein einschichtiges Zylinderepithel. Die Kerne der Zellen, die weiter hinten, also näher dem hinteren Augenpol, kugelig sind, werden oval, die Zellen selbst, die in der Nähe des hinteren Augenpoles kaum mehr als kubisch bezeichnet werden können, werden hochzylindrisch, wobei die Kerne der basalen Seite sehr viel näher als der freien stehen. Wie schon wiederholt bemerkt, ist als freie Seite die dem Innenblatt der Augenblase zugewendete zu bezeichnen. Reichlich die Hälfte dieser Zylinderzellen ist mit Pigmentkörnchen dicht gefüllt; namentlich unmittelbar über dem Kern häufen sich diese in grosser Menge an; dann folgt zuweilen nach innen zu ein etwas hellerer, weniger Körnchen enthaltender Streifen (von dem ich übrigens nicht vollkommen sicher bin, ob er nicht ein Kunstprodukt ist) und zuletzt wieder eine dunklere, d. h. dichter mit Körnchen erfüllte Zone. Die Pigmentkörnchen sind kugelig, von verschiedener Grösse, die grösseren in der Mehrzahl, die kleineren in der Minderzahl. An der nach aussen gerichteten, also genetisch basalen Seite finden sich zwar auch Pigmentkörnchen oder Pigmentkügelchen, aber in viel geringerer Zahl.

Die Pars ciliaris zerfällt schon jetzt in zwei Zonen: eine

hintere, d. h. dem hinteren Augenpol nähere, die sich unmittelbar an die Pars optica anschliesst, und eine vordere, die in die Iris übergeht. Jene ist der *Orbicularis* (Henle) oder die Pars *non plicata*, diese der epitheliale Überzug der *Processus ciliares*. Im Bereiche des *Orbicularis* ist das Innenblatt ein sehr hohes mehrreihiges Zylinderepithel, das ziemlich unvermittelt aus dem Innenblatt der Pars optica retinae hervorgeht und sich durch seine ausserordentlich langen, schmalen, fast stabförmigen, oft sehr dunkel gefärbten Kerne auszeichnet. Nach vorn setzt sich dieses Epithel auf die Ciliarfortsätze fort, aber nicht, ohne dass es gewisse Veränderungen erfährt. Ciliarfortsätze zähle ich im ganzen ungefähr 70; ihre Zahl genau anzugeben, ist schwer, da zwischen den hohen Falten zuweilen noch niedrige stehen oder auch wohl zuweilen eine Falte sich teilt. Das Epithel ist nur in den Tälern zwischen den Falten so hochzylindrisch und die Kerne so schmal und stabförmig, wie in der *Zona orbicularis*; an den Seitenflächen der Falten wird es niedriger und die Kerne mehr oval, und auf der Höhe der Falten ist das Epithel, wenn es auch noch ein Zylinderepithel genannt werden kann, doch deutlich niedriger und die Kerne nähern sich mehr der Kugelform. Zugleich treten die letzteren mehr und mehr an die Oberfläche der Falten, also, wenn man die Genese des Innenblattes bedenkt, ebenso wie die der Pigmentschicht der basalen Seite der Zellen näher, als der freien. Zuweilen sieht man in der inneren Lamelle der Pars ciliaris Mitosen und dann liegen diese stets in der Nähe der Pigmentschicht; also auch in dieser Hinsicht bleibt der Charakter der Epithelzellen, der Unterschied zwischen genetisch freier und basaler Seite, erhalten, indem, wie wir gesehen haben, die Mitosen in Epithelien immer in der Nähe der freien Seite gefunden werden. Das Innenblatt der Pars ciliaris ist pigmentfrei.

Was die topographischen Beziehungen zwischen *Corpus ciliare* und Linse betrifft, so bemerke ich, dass der *Orbicularis* unmittelbar nach aussen vom Äquator der Linse, also nach aussen von der Übergangsstelle des Linsenepithels in die Linsenfasermasse liegt, während die *Processus ciliares* unmittelbar nach vorn davon, also schon vor der Vorderfläche der Linse gelegen sind. Sie berühren diese nicht, sondern sind von ihr durch eine sehr dünne Lage gefässführenden Bindegewebes getrennt.

Die Pars *iridica retinae* bildet zu dieser Zeit noch die Haupt-

masse der Iris; sie ist ja, wie gesagt, die Grundlage, auf der sich das Stroma iridis bildet und ausbreitet. Bleibt die Bildung der Pars iridica aus, mit anderen Worten, wächst die sekundäre Augenblase nicht über die Linse vor, so fehlt die Grundlage, auf der sich das bindegewebige Stroma der Iris mit dem vorderen Epithel — einem „Bindegewebsepithel“, wie ich solche Epithelien in meinem Vortrage „über die Prinzipien der Histologie“ in Berlin im Jahre 1889 genannt habe, — bilden und ausbreiten könnte und die Folge davon muss eine Aniridie oder Irideremie sein. Die Aniridie ist also, wie ich schon seit fast 30 Jahren meinen Hörern auf Grund meiner Erfahrungen vorzutragen pflege, eine Hemmungsbildung der Retina. Ich freue mich, zu sehen, dass diese Auffassung auch von anderer Seite übernommen und akzeptiert worden ist. Auf einem Meridionalschnitt durchs Auge zeigt die Pars iridica retinae eine S-förmige Biegung, wobei der Umschlagsrand oder Pupillarrand nach vorn gewendet ist. Hier ist das Aussenblatt ein wenig verdickt und ausnahmsweise an der vorderen Fläche mit Pigmentkörnchen stärker durchsetzt als hinten. Ob in dieser Verdickung eine erste Spur einer Sphinkterbildung zu erblicken ist, kann ich, da ich die späteren Stadien nicht mehr untersucht habe, nicht sagen. Während die innere Lamelle der Pars ciliaris retinae frei von Pigment ist, zeigt sie in der Pars iridica zu dieser Zeit schon eine Pigmentierung. Diese ist am Pupillarrand am stärksten und nimmt gegen den Ciliarkörper allmählich ab. In der Nähe des Pupillarrandes sind die Pigmentkörnchen in der Aussenhälfte der Zellen stärker angehäuft als innen, verhalten sich also so, wie im äusseren Blatt der Pars iridica. Das noch mässig dicke bindegewebige Stroma der Iris führt zahlreiche Gefässe und setzt sich als eine sehr dünne, gleichfalls gefässführende Membran (Pupillarmembran) über die Linse fort. Eine vordere Augenkammer ist nur in der Peripherie als ringförmiger Raum entwickelt, dagegen fehlt sie hinter der Mitte der Cornea noch vollständig.

Was nun die Pars optica retinae betrifft, so beginne ich mit der Beschreibung des Sehnerveneintrittes, der, wie erwähnt, beim Kaninchen in einiger Entfernung dorsal vom horizontalen Meridian, über dem hinteren Pol der Augenachse liegt. Desgleichen wurde erwähnt, dass vom Sehnerveneintritte nach der nasalen und temporalen Seite zwei geschlossene Bündel von Nervenfasern

verlaufen, und dass ventral von der Eintrittsstelle und von diesen beiden Bündeln die Sehleiste oder Area centralis, dem horizontalen Meridian entsprechend, über den Augenhintergrund zieht. Ein sehr instruktives vergrössertes Bild des Sehnerveneintrittes und seiner Umgebung beim lebenden Tiere hat schon vor einer langen Reihe von Jahren (1882) M. W. af Schultén in Helsingfors gegeben. („Über die Beobachtung des Augenhintergrundes unter hochgradiger Vergrösserung“, Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abteilung 1882). In demselben Bande des erwähnten Archivs findet sich auch eine Beschreibung des Augenhintergrundes von J. Hirschberg („Zur vergleichenden Ophthalmoskopie“), in der es u. a. heisst, dass man hier „die querovale, zart rötliche, zum grossen Teil exkavierte Sehnervenscheibe sieht, von der nach rechts und links je ein kreideweisser, flügel förmiger Fortsatz ausgeht oder ausstrebt“. Die horizontal verlaufende Sehleiste tritt bekanntlich als stärker gefärbter Purpurstreif (Kühne) hervor. Mit dieser Beschreibung Hirschbergs und der Abbildung af Schulténs stimmen nun die Bilder, welche man auf einer parallel zum vertikalen Meridian durch den Bulbus geführten Schnittserie sieht, vortrefflich überein. Die Exkavation des Optikus ist zu dieser Zeit, wenigstens an meinen Präparaten, sehr tief. Aus ihrem Grunde tritt die Art. hyaloidea hervor, die in gestrecktem Verlauf nach einer etwas dorsal vom hinteren Linsenpol gelegenen Stelle zieht. Noch bevor sie die Linse erreicht, teilt sie sich in ihre Äste, die dann auch sofort in das die Linse einhüllende Gefässnetz übergehen. Verfolgt man die Serie von dieser, die tiefste Stelle der Exkavation treffenden Stelle nach der medialen oder nasalen und nach der lateralen oder temporalen Seite, so kann man sehr gut die beiden erwähnten Sehnervbündel eine ziemlich grosse Strecke weit verfolgen. Untersucht man einen vertikalen Schnitt, der den Optikuseintritt trifft, genauer, so kann man schon bei relativ schwacher Vergrösserung erkennen, dass der dorsal von der Eintrittsstelle gelegene Abschnitt der Pars optica retinae einen anderen Bau besitzt, als der grössere ventrale, dem nach dem Gesagten auch die Sehleiste angehört. Die dorsale kleinere Hälfte der Retina zeichnet sich vor allem dadurch aus, dass die, jetzt sowohl nach innen als nach aussen gut begrenzte Ganglienzellenschicht sehr dünn ist, viel dünner als in der ganzen ventralen Hälfte der Retina, mit einziger Ausnahme

eines horizontal, unmittelbar unterhalb des Optikuseintrittes verlaufenden Streifens, in dessen Bereich die Ganglienzellenschicht gleichfalls sehr dünn ist. Auffallend und vorderhand nicht verständlich ist, dass die Ganglienzellenschicht der dorsalen Netzhauthälfte kurz vor dem Übergang in die Pars ciliaris wieder etwas dicker wird. In der ventral vom Optikuseintritt und den beiden Nervenbündeln gelegenen Hälfte der Retina ist die Ganglienzellenschicht im Bereiche der Sehleiste weitaus am dicksten. Hier kann man fünf oder selbst sechs Zellkerne übereinander zählen. Dieser horizontale Streifen ist aber keineswegs scharf begrenzt. Er geht namentlich ventralwärts ohne scharfe Grenze in den dünneren Teil der Ganglienzellschicht über. In der Ganglienzellenschicht kann man zwei Arten von Zellen und Zellkernen unterscheiden. Die einen Zellen, die weitaus in überwiegender Zahl vorhanden sind, zeichnen sich durch die kugelige oder, wenn auch seltener, ovale Form ihrer Kerne aus, die am gefärbten Präparate heller erscheinen, also relativ chromatinarm sind; die anderen Zellen, die nur in spärlicher Menge zwischen den genannten zerstreut sind, haben längere, dunklere Kerne. Häufig kann man das Protoplasma der Zellen nach aussen und innen in Fortsätze auslaufen sehen. — Die innere retikuläre Schicht ist keineswegs frei von Kernen, hebt sich aber trotzdem sowohl nach aussen als nach innen ziemlich scharf von der Umgebung ab. Die Kerne der retikulären Schicht sind ebenso gross, rund und blass, ja vielleicht noch blasser, also chromatinärmer, als die Hauptart der Kerne der Ganglienzellenschicht. Sehr auffallend ist, dass dunkel gefärbte, also chromatinreiche Kerne hier vollständig fehlen. Dieser Umstand mag auch dazu beitragen, die retikuläre Schicht schon bei schwacher Vergrösserung als etwas Besonderes in die Erscheinung treten zu lassen. — Auf diese Schicht folgt nach aussen eine ungemein mächtige und überaus kernreiche Schicht, die die Hauptmasse der ganzen Dicke der Retina einnimmt. In dieser dicksten Schicht haben wir wohl sicher den Inbegriff der inneren Körnerschicht, der äusseren retikulären und der äusseren Körnerschicht zu erblicken. Sie setzt sich also sowohl aus Bestandteilen der sogenannten Hirnschicht, als der Neuroepithelschicht zusammen. Diese Hauptschicht der Retina, die erst in späterer Zeit eine Sonderung in drei weitere Schichten erfährt, ist dieselbe, die wir schon beim Embryo von 20 mm grösster

Länge (vgl. die Fig. 12 und 13, Taf. X) gesehen haben. Indessen hat sie doch eine merkliche Weiterbildung erfahren. Vor allem macht sich an ihrer der inneren retikulären Schicht zugewendeten Seite eine Lage besonders gestalteter Zellen bemerkbar. Diese Lage stellt zweifellos die Spongioblastenschicht Max Schultzes oder die jetzt sogenannte Lage der amakrinen Zellen vor. Die Zellkerne sind in dieser Lage beträchtlich grösser als sonst in der Hauptschicht, oval, mit senkrecht gestellter langer Achse, und unterscheiden sich, abgesehen von ihrer Grösse, auch durch ihre ausserordentliche Blässe und ihr überaus feines Kernnetz von allen übrigen Zellen dieser Schicht. In dieser Lage der amakrinen Zellen schieben sich zwei oder höchstens drei Zellkerne übereinander. Die Lage nimmt an Dicke und Deutlichkeit gegen den Äquator ab und ist über diesen hinaus geschwunden. Alle übrigen Zellen der Hauptschicht der Retina haben kleinere und sehr viel dunkler gefärbte Kerne. Wie schon bei dem Embryo von 20 mm grösster Länge, kann man auch hier zwei Hauptarten von Kernen und demnach wohl auch von Zellen unterscheiden: kleine, mehr rundliche oder ovale, weniger chromatinreiche und grössere, langgestreckte, schmale, die sich sehr intensiv färben und durch diese Eigenschaften ohne weiteres von den etwas kleineren runden Kernen zu unterscheiden sind. Unter diesen runden Kernen gibt es wieder zwei Abstufungen: grosse und kleine. Je grösser ein Kern ist, um so blasser erscheint er, je kleiner, umso dunkler. Vielleicht enthalten beide Kernarten gleiche Mengen chromatischer Substanz, die sich nur das eine Mal auf einen grösseren, das andere Mal auf einen kleineren Raum verteilt. Möglicherweise stellen die langgestreckten dunklen Kerne die Kerne von Stützfasern, die kleineren helleren solche von bipolaren Ganglienzellen, sowie von Stäbchen- und Zapfenzellen dar. Etwas Bestimmtes kann ich darüber nicht sagen; die Literaturangaben hierüber sind mangelhaft und anfechtbar. Endlich erwähne ich, dass die Kerne, die unter der äusseren Oberfläche der Hauptschicht liegen, etwas dichter angeordnet sind, als die übrigen. Infolgedessen sieht man aussen einen, übrigens keineswegs scharf begrenzten, dunkleren Saum. Dass darin eine Andeutung einer äusseren Körnerschicht zu erblicken ist, dürfte wohl kaum zu bestreiten sein. Im Bereiche der Area tritt nach innen von dieser dichteren Lage von Kernen eine hellere, eben merkliche Zone auf, die etwas ärmer

an Kernen und reicher an Fasern ist, und in der wohl die erste Anlage der äusseren retikulären Schicht zu erblicken ist. Wie früher sind auch jetzt noch, bei dem sehr viel älteren Embryo, in der Nähe der äusseren Fläche der Retina im engeren Sinne sehr zahlreiche Mitosen sichtbar. Dass, wie unlängst behauptet worden ist, die oberflächlichsten Kerne der Retina, die zu Zapfenkörnern werden sollen, an der äusseren Seite „eine tiefe Eindellung“ besitzen, habe ich nie gesehen und möchte glauben, dass es sich hier um geschrumpfte Kerne gehandelt habe. Zu dieser Zeit dürften wohl auch die ersten Spuren von Stäbchen und Zapfen vorhanden sein, nur sind diese Gebilde noch ausserordentlich hinfällig. Gewöhnlich sieht man an der Aussenfläche der zelligen Retina, welche eine scharfe Kontur (*Limitans externa*?) erkennen lässt, flockige Fortsätze, die vielleicht Reste von Stäbchen und Zapfen sind. Etwas Sicheres kann ich darüber nicht aussagen. — Zum Schlusse teile ich noch einige Dickenmaße der Retina in diesem Stadium mit. Dicht über und unter dem Optikus-eintritt beträgt die Dicke ungefähr 0,140 mm. In der dorsalen Hälfte eines vertikalen Schnittes durch das Auge, der die Exkavation des Optikus in der Mitte trifft, misst die Retina im Äquator 0,180 mm und dicht vor dem Übergang in die Pars caeca 0,160 mm. In der grösseren ventralen Hälfte beträgt die Dicke der Retina in der Area centr. 0,230, im Äquator 0,184 und dicht vor dem Übergang in die Pars caeca 0,128 mm. Sie ist also, wie beim erwachsenen Tier, in der Area centralis am dicksten und wird gegen die Pars caeca zu allmählich dünner. —

v. Szily hat gemeint, die oft in grosser Menge im Augenblasenstiel und der Augenblase auftretenden färbbaren Körner aus degenerierenden Zellkernen ableiten und zur Entwicklung der Nervenfasern in Beziehung bringen zu sollen. Ich will daher im Folgenden kurz und im Zusammenhang meine Notizen über diese Körner in den aufeinander folgenden Stadien mitteilen. Ich schicke voraus, dass die Beobachtungen v. Szilys erst mit zwölf Tage alten Kaninchenembryonen beginnen, dass sich also meine Beobachtungen über einen sehr viel grösseren Zeitraum erstrecken. Auch beschränken sich die Beobachtungen v. Szilys, wie es scheint, ausschliesslich auf den Augensiel. Da aber die Bildung der Nervenfasern, wie man weiss, sicher von der Retina ausgeht, hätte er mit dieser beginnen müssen.

Ich habe notiert:

Fig. 1. Ganz vereinzelte Körnchen in der ventralen Wand der Augenblase, dagegen keine Spur von Kernzerfall. Dieselben Körnchen trifft man

auch sonst in der Wand des Hirnrohres; an einzelnen Stellen finden sie sich in grosser Menge.

Fig. 2. Gleichfalls nur vereinzelte Körnchen; desgleichen im Hirnrohr. Wie es scheint, sind sie besonders häufig dort zu finden, wo es zahlreiche Mitosen gibt, also gerade dort, wo von Kernzerfall oder Kerndegeneration keine Rede ist.

Fig. 3. Bei zehn Tage und einige Stunden alten Embryonen sind die Körnchen gleichfalls nur in geringer Zahl vorhanden, und zwar sowohl in der Nähe der freien, als der basalen Seite der Augenblasenwand. Sie sind auch dort vorhanden, wo später keine Nervenfasern entstehen.

Fig. 5. Es finden sich bei diesem Embryo, aber nicht gerade in dem abgebildeten Schnitt, vereinzelte Körner auch im Pigmentblatt. Nirgends aber sind Spuren von Kernzerfall oder Degeneration zu sehen.

Fig. 6. Die Körner sind sehr zahlreich und zwar auch im dorsalen Teil des Pigmentblattes, also dort, wo überhaupt nie Nervenfasern auftreten. Nirgends Kernzerfall. Die Körner im Pigmentepithel sind sehr viel grösser als die erst später auftretenden Pigmentkörnchen, können also direkt mit ihnen gar nichts zu tun haben.

Fig. 7 und 8. Sehr zahlreiche Körner in der dorsalen Wand des Pigmentblattes, wenige im retinalen Blatt. Ausserdem auch Körner in der Wand der Linse. Die aus Kernzerfall hervorgehenden Körner in der Linse haben ein anderes Aussehen als die Körner v. Szilys. Vor allem färben sie sich stärker als diese. Die grösseren v. Szily'schen Körner haben oft Bläschenform.

Fig. 9. Verhältnismässig wenig Körner, und zwar in der dorsalen Falte der Retina, ausserdem wieder im Pigmentepithel; hier ziemlich weit auf die nasale und temporale Wand übergreifend.

Fig. 10. Die Körnchen sind in der dorsalen Falte etwas zahlreicher als in der ventralen, woselbst jetzt auch Körnchen aufzutreten beginnen. Dagegen finden sich im Pigmentblatt keine Körnchen mehr, wohl aber Pigment, und zwar durchaus an der freien Seite. Auch jetzt ist in der Retina nirgends etwas von Kernzerfall zu sehen.

Fig. 11. In der dorsalen Falte kommen nur äusserst spärliche Körnchen vor; auf dem Kamm der ventralen Falte dagegen, also dort, wo sich kurz zuvor die fötale Augenspalte geschlossen hat, kommen sehr zahlreiche Körnchen vor.

Aus dem Gesagten erhellt ohne weitere Erläuterung die völlige Haltlosigkeit der Theorie v. Szilys. Später wird noch von den Beziehungen der Körner zu den Nervenfasern des Optikus bei den Selachiern und im Bereich des Optikus die Rede sein.

Meine Auffassung geht dahin, dass die Körnchen nicht die Produkte eines Kernzerfalles oder einer Kerndegeneration sind, sondern Stoffwechselprodukte der Zellen, die hauptsächlich dort zur Ausbildung kommen, wo die Proliferation der Zellen eine besonders lebhafte ist.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung anderer Säugetiere sind bei weitem nicht so vollständig wie diejenigen über das Kaninchen.

II. Schaf. Der jüngste Schafembryo, den ich bisher zu untersuchen Gelegenheit hatte, mass in der Nackensteisslinie 8,6 mm und in der Scheitelsteisslinie 6,8 mm. Seine Kopflänge betrug 5,8 mm. Embryonen dieser Grösse sind noch sehr stark zusammengebogen und daraus erklärt es sich, dass ihre Nackensteisslinie länger ist als der Abstand des Scheitels vom Steiss. Die beiden ersten Kiemenbogen, Mandibular- und Hyoidbogen, waren mächtig ausgebildet, dritter und vierter am Boden einer gut entwickelten Halsbucht (*Sinus cervicalis*) gelegen. Dorsal davon war eine deutliche Retrobranchialleiste (*His*) zu sehen und eine ähnliche, breite Leiste befand sich vor der Herzwölbung. Ich habe notiert, dass bei dem Embryo schon im auffallenden Licht bei schwacher Vergrösserung zu erkennen war, dass das Auge eine bilateral-symmetrische Form hatte, mit anderen Worten einen vorderen nasalen und hinteren temporalen Lappen unterscheiden liess. An der oberen Seite liess das Auge schon bei der Untersuchung des Embryo in toto eine leichte Einsenkung erkennen, welche die beiden Lappen voneinander trennte. Die Schnittserie zeigte, dass die Nasengrube schon zu einem Blindsack vertieft war, dass aber dieser Sack mit seinem Grunde den Gaumen noch nicht erreichte. Linse und Gehörbläschen waren vom Ektoderm abgeschnürt. Die Anlage der Thyreoidea war auf dem medianen Sagittalschnitt dreieckig, etwas gelappt, mit einer kleinen Höhle versehen und vom Boden der Mundhöhle schon weit entfernt. Ein *Ductus thyreoglossus* bestand also nicht. Das Organ sass der Teilungsstelle des *Truncus arteriosus* unmittelbar auf. Die Hypophysis stellte einen langgestreckten Schlauch dar, dessen vordere Wand dicker als die hintere war, und der mit seinem Grund den Infundibularfortsatz der Hirnbasis berührte. Er mündete noch mit enger Öffnung in den Pharynx. Hinter der Einmündungsstelle war eine deutliche *Seesselsche* Tasche vorhanden. — Das Gesagte möge genügen, um die Entwicklungsstufe des Embryo zu charakterisieren. Der Embryo war also in der Entwicklung schon ziemlich weit fortgeschritten. — Der erste Schnitt der Sagittalschnittserie, der etwas vom Auge zeigte, enthielt bloss einen Anschnitt der Aussenwand der Linse; aber schon der zweite

liess etwas vom hinteren Rand der Augenblase erkennen: der dritte zeigte bereits fast den ganzen Rand. Aber dieser und der nächstfolgende liessen deutlich erkennen, dass der Augenblasenrand, abgesehen von der, ihn in der Mitte in zwei Hälften teilenden fötalen Augenspalte, wie beim Kaninchen, vier Randkerben, zwei dorsale und zwei ventrale, besitzt. Die Kerben haben dieselbe typische Lage wie beim Kaninchen. Am deutlichsten sind die beiden vorderen oder nasalen, dann folgt, was die Deutlichkeit angeht, die obere temporale und am undeutlichsten ist wieder die untere temporale. Als bald tritt sodann in der Serie am Umschlagsrande eine kleine, ungefähr spindelförmige Höhle, ein Rest des Sehventrikels, auf. Sie entspricht der Höhle, die auf den Fig. 9, 10 und 11 vom Hund und 13 Taf. XI vom Schwein in der dorsalen Wand der Augenblase zwischen deren beiden Blättern zu sehen ist. Sie liegt direkt gegenüber der fötalen Augenspalte. Sie verschwindet beim Schaf als bald wieder, ja sie ist, bei einer Schnittdicke von 15μ , nur auf einem einzigen Schnitte gut sichtbar.

Der auf Taf. XI, Fig. 1 abgebildete Schnitt ist der neunte der Serie, der das Auge trifft. Er zeigt vor allem die zwei Blätter der Augenblase, die an der ventralen Seite gelegene fötale Augenspalte, durch welche Bindegewebe und, an den weiter nach innen zu folgenden Schnitten, auf denen die Spalte breiter wird, auch Gefässe in den Glaskörperraum eindringen, und endlich, an der dorsalen Wand, die schon im auffallenden Licht sichtbare, mässig tiefe Einbuchtung, durch die eben die ganze Augenblase in einen nasalen und temporalen Lappen geteilt wird. Zwischen den beiden Blättern der Augenblase ist hier kein Hohlraum vorhanden, dagegen findet sich ein solcher jederseits neben der fötalen Augenspalte im Umschlagsrand der Augenblase. Er ist hier sogar auffallend gross und erinnert an die Verhältnisse, die wir beim Hund und Menschen kennen lernen werden. Das äussere Blatt der Augenblase zeigt keine Differenzierung. Seine runden oder auch ovalen Kerne liegen nur selten in einfacher Reihe, gewöhnlich zu zweien oder dreien übereinander. Man muss also wohl das Epithel als ein mehrreihiges bezeichnen. Alle Kerne liegen näher an der genetisch basalen, also an der der Aussenfläche der Augenblase zugewendeten Seite, als an der freien, dem Innenblatt zugekehrten. Sie lassen gegen das Innenblatt zu einen hellen Saum frei. Die Mitosen finden sich stets an der genetisch freien

Seite. Das Innenblatt der Augenblase zeigt bereits den Beginn einer Differenzierung. Zunächst ist zu bemerken, dass sich an seiner Glaskörper- und Linsenseite, die genetisch, wie erinnerlich, die basale ist, bereits eine helle Zone, ein Randschleier (His), als erste Anlage der Nervenfaserschicht zu bilden begonnen hat. Diese reicht indessen nicht bis zur Umschlagsstelle der Augenblase, also auch nicht bis zum Pupillarrand, wenn sie auch nur in geringer Entfernung davon aufhört. Man kann also vielleicht jetzt schon von einer beginnenden Scheidung in eine Pars optica und Pars caeca sprechen. Ganz besonders schön sind die von der Glaskörperseite ausgehenden Gliafasern. Die Innenfläche der Retina ist nicht flach und eben, sondern trägt eine Unmasse kleiner Zacken und Spitzen, die sich in Gliafasern fortsetzen. Von den von mir untersuchten Säugetieren eignet sich ausser dem Schwein keines so vortrefflich zur Untersuchung der ersten Entwicklung des Glaskörpers, als das Schaf. Am wenigsten geeignet von allen ist das Kaninchen, etwas, aber nicht viel besser ist in dieser Beziehung der Hund, sehr gut, wenn auch vielleicht nicht in demselben Grade, wie das Schaf und Schwein, ist der Mensch. Die Gliafasern sind natürlich zu dieser Zeit noch sehr kurz, aber sie lassen sich schon deutlich in einen Faserfilz verfolgen, der mit einer Membran abschliesst, die in einigem Abstand die Linse umgibt und die Gefässe an dieser festhält.

Dadurch, dass die Augenblasenwand an der dorsalen Wand eingebuchtet ist und auf Schnitten, wie dem der Fig. 1, Taf. XI, bis an die Linse heranreicht, ja deren dorso-mediale Wand sogar etwas eindrückt, wird der Glaskörperraum in zwei Hälften, eine nasale und eine temporale, geteilt, wodurch die Lappung des Auges auf dem Schnitt noch deutlicher hervortritt. Diese Lappung der Augenblase tritt an den Schnitten, welche die Linse nicht mehr treffen, noch schärfer hervor, als an dem abgebildeten. Namentlich schön ist sie auf den Schnitten, welche den Randschleier oder die erste Anlage der Nervenfaserschicht treffen. An solchen Schnitten ist das Innenblatt der Augenblase mit dem Aussenblatt wie durch einen Stiel verbunden, zu welchem der Umschlagsrand in die Länge gezogen erscheint. Ein ähnliches, nur nicht so auffallendes Bild eines solchen Stieles des Innenblattes zeigt die Fig. 8, Taf. XI, vom Hund; allerdings geht der Schnitt hier viel weiter nach aussen durch das Auge.

Was endlich noch die Linse betrifft, so ist sie auf dem Schnitt der Fig. 1 so getroffen, dass auch ihre dorso-mediale Wand zu sehen ist. Diese ist viel dicker als die laterale, und zugleich, wie schon erwähnt, durch die Retina eingedrückt. Die Wand des Linsenbläschens ist ungemein kernreich, die Kerne liegen in vielen Reihen übereinander, die Mitosen sind alle der Höhle des Bläschens zugewendet. Im Lumen findet sich ein Rest eines Zelldetritus, aus dem zu schliessen ist, dass hier ebenso wie beim Kaninchen zahlreiche Zellen aus der Linsenfaserwand austreten.

Der nächste Embryo, von dem ich eine Sagittalschnittserie angefertigt habe, hatte eine Nackensteisslänge von 9,2 mm und eine Scheitelsteisslänge von 8,2 mm; die Kopflänge betrug 6,0 mm. Auch er war noch stark zusammengebogen. Obwohl der Embryo in allen seinen Maßen grösser war als der vorige, zeigte er sich doch, wie die Schnittserie lehrte, nicht weiter, ja kaum so weit entwickelt, wie dieser. Ich habe schon wiederholt in meinen Arbeiten darauf hingewiesen, dass die Grösse eines Embryo kein sicherer Maßstab für seinen Entwicklungsgrad ist, dass kleinere Embryonen weiter entwickelt sein können als grössere und umgekehrt. Trotzdem die Entwicklung bei diesem Embryo ungefähr ebensoweit fortgeschritten war, wie beim vorigen, habe ich doch aus der Sagittalschnittserie zwei Schnitte abgebildet, weil sie manches von dem früher Gesagten überaus deutlich vor Augen zu führen vermögen. — Bevor ich darauf eingehe, bemerke ich, dass ich mir über diesen Embryo nach der Untersuchung in toto bei auffallendem Licht notiert habe, dass der dritte Kiemenbogen viel oberflächlicher gelegen war, als der vierte, welcher letzterer den Boden des tiefen Sinus cervicalis einnahm. Ferner war die kräftige Ausbildung des Operkularfortsatzes auffallend; bekanntlich ist das ein Fortsatz des hinteren Randes des zweiten Kiemenbogens oder Hyoidbogens, den Dürsy zuerst beschrieb und mit dem Operkulum oder Kiemendeckel der Knochenfische verglich. Er hat ihn daher als Operkular- oder Kiemendeckelfortsatz bezeichnet. Ich besitze nun eine Anzahl gut ausgeführter Zeichnungen von Schafembryonen, die ich vor 25—30 Jahren angefertigt habe und die über die Verhältnisse des zweiten Kiemenbogens und seines Operkularfortsatzes gute Auskunft geben. Die Embryonen, deren Gesichter ich gezeichnet habe, hatten eine Nackensteisslänge von 10,0, 11,0, 11,5 und 13,0 mm, schlossen

sich also gut aneinander an. Beim jüngsten war der Operkularfortsatz nur angedeutet, der dritte Kiemenbogen lag erheblich tiefer als die beiden ersten, und der vierte wieder tiefer als der dritte; der letztere am Boden eines dreieckigen Sinus cervicalis. Ich bemerke dazu, dass beim Schaf, ähnlich wie auch beim Schwein, der Sinus cervicalis ein etwas anderes Aussehen hat als beim Kaninchen (vgl. mein Tafelwerk) und beim Hund. Die Bilder, welche Schafembryonen geben, sehen denen von Schweineembryonen viel ähnlicher, als denen von Kaninchen-, Hunde- oder menschlichen Embryonen. Beim zweiten und dritten der genannten Schafembryonen war der Operkularfortsatz ausserordentlich schön und deutlich. Beim zweiten schob er sich schon reichlich bis zur Hälfte über den dritten Kiemenbogen hinweg, beim dritten war hinter dem zweiten Kiemenbogen nur mehr ein schmaler Streifen des dritten Bogens zu sehen und beim vierten war auch dieser verschwunden. Der Sinus cervicalis stellte beim zweiten und dritten Embryo eine tiefe Bucht dicht hinter dem dritten Kiemenbogen dar. Der erste Embryo stand auf dem Stadium des Schweineembryo I meines Tafelwerkes, der zweite auf dem des Embryo III, der dritte auf dem des Embryo IV und der vierte auf dem des Embryos V. Beim vierten Embryo zeigte der Hinterrand des zweiten Kiemenbogens, dort, wo beim ersten und zweiten ein sehr schöner Operkularfortsatz zu sehen war, nur eine leichte Vorwölbung. Ganz ähnliche Bilder wie der zweite und dritte Schafembryo gab ein Damhirschembryo, den ich einmal zu untersuchen Gelegenheit hatte. — Es ist nun sehr merkwürdig, dass beim Kaninchen und Schwein so gar nichts oder fast gar nichts von einem Operkularfortsatz zu sehen ist. Beim Hund und der Katze, von denen ich gleichfalls Zeichnungen besitze, ist der Fortsatz nur angedeutet, und wenn man ihn nicht kannte, würde man ihn sicher übersehen. Beim Menschen ist er nur ausnahmsweise gut entwickelt (vgl. mein Tafelwerk Taf. VII). Hier war er beim Embryo der Figuren 6 und 7 sehr deutlich zu sehen, während er bei dem nur um eine Spur älteren Embryo der Fig. 11 fehlte. Bei Eidechsenembryonen ist er, wie ich an meinen Zeichnungen sehe, eben noch zu erkennen, bei Hühner- und Entenembryonen dagegen ungemein deutlich. Ja, hier bildet er sich später noch deutlicher aus und kann bei älteren Embryonen schon ohne weiteres mit freiem Auge gesehen werden. Er schiebt

sich bei der weiteren Entwicklung des Halses mehr und mehr distalwärts vor und bezeichnet ziemlich genau die jeweilige distale Grenze des Halses. Diese Tatsachen scheinen darauf hinzuweisen, dass der Operkularfortsatz, wie überhaupt der ganze Hyoidbogen in ihrer Ausbildung der Entwicklung des Halses parallel gehen und dass bei Tieren mit langem Hals der Fortsatz sehr gut entwickelt und der Hyoidbogen sehr breit ist, während bei Tieren ohne oder mit kurzem Hals das Gegenteil zutrifft. Dabei kommt, wenigstens soweit es die Säugetiere betrifft, die Zahl der Wirbel nicht in Betracht, sondern vielmehr der ganze Habitus des Tieres. Bekanntlich besitzen Giraffe, Schaf und Schwein sehr verschieden lange Hälse und doch die gleiche Zahl von Halswirbeln: der Habitus ist also von der Zahl der Wirbel unabhängig. So mag also der Umstand, dass bei Schaf- und Hirschembryonen der Operkularfortsatz so gut entwickelt ist, mit der Länge des Halses der erwachsenen Tiere in einem gewissen Zusammenhang stehen: wir haben es hier wieder, wie so oft oder, genau genommen, immer, mit prospektiver Entwicklung zu tun. Nebenbei bemerke ich bei dieser Gelegenheit, dass die Troddeln der Schafe und Schweine und wohl auch anderer Tiere, die solche besitzen, wohl sicher Produkte des zweiten Kiemenbogens sind. Ich verweise übrigens mit Beziehung auf das Gesagte auf meinen Vortrag „Über die Entwicklungsgeschichte des Halses“ aus dem Jahre 1885.

Nach dieser Abschweifung, die ich damit zu entschuldigen bitte, dass ich nicht so leicht wieder Gelegenheit haben werde, auf diesen Gegenstand zurückzukommen, kehre ich zur Beschreibung des Auges zurück. Der erste Schnitt der Sagittalschnittserie durch den Schafembryo von 9,2 mm Nackensteisslänge, den ich auf Taf. XI, Fig. 2 abgebildet habe, ist der vierte, der überhaupt das Auge trifft. Er lässt ganz prachtvoll von den vier erwähnten Incisuren des Augenblasenrandes drei erkennen: die beiden vorderen oder nasalen, die ja immer am deutlichsten zu sehen sind und die obere temporale. Eine untere temporale ist nicht zu sehen. Ausser den drei genannten Incisuren ist selbstverständlich noch die tiefe und breite fötale Augenspalte, die ungefähr die Mitte des unteren Randes einnimmt, vorhanden. Diese lässt reichliches Bindegewebe mit weiten blutstrotzenden Gefässen durchtreten. Zwischen den beiden Blättern der Augenblase sind an mehreren Stellen Spalträume, Reste des Sehventrikels, wahrzunehmen. Der

grösste und deutlichste gehört der dorsalen Wand an und entspricht dem schon früher erwähnten und auch auf den Figuren 9 und 10 vom Hund und 13 vom Schwein abgebildeten Raume.

Weder das dünnere äussere, noch das dickere innere Blatt der Augenblase lassen etwas von Differenzierung auf diesem Schnitte erkennen. Das innere Blatt wölbt sich an der dorsalen Seite etwas gegen die Linse vor und drückt sie ein wenig ein. Dieses Verhalten wird auf den folgenden Schnitten noch deutlicher; diese geben ein Bild ganz ähnlich dem der Fig. 1 derselben Tafel. Auf solchen Schnitten ist der Glaskörperraum vollständig in eine nasale und temporale Hälfte geteilt. Die Linse umschliesst auf dem Schnitte der Fig. 2 ein sehr weites Lumen; der Innenfläche der vorderen Wand liegt ein Rest des von mir in meiner Linsenarbeit beschriebenen Zellhaufens auf. In seiner Nähe, aber auch sonst im Lumen zerstreut, findet sich ein Detritus, der durch Zerfall der oberflächlichen Zellen dieses Haufens entstanden ist. Der zweite Schnitt aus dieser Serie, den ich in Fig. 3, Taf. XI abgebildet habe, trifft bereits den Augenhintergrund. Er schneidet das innere Blatt der Augenblase gerade so, dass die Nervenfaserschicht, die dem Randschleier des Zentralnervensystems von His entspricht, getroffen ist. Die bilaterale Symmetrie der Augenblase springt an diesem Schnitt ohne weiteres in die Augen; der Schnitt kann durch eine von der Mitte der fötalen Augenspalte bis zur Mitte der dorsalen Wand ziehende Ebene in zwei symmetrische Hälften, eine nasale und eine temporale, zerlegt werden. Es besteht also auch beim Schaf, wie beim Kaninchen, die Retina aus zwei Lappen. Zwischen den beiden Blättern der Augenblase findet sich nur zu beiden Seiten der fötalen Augenspalte, innerhalb der Umschlagsränder, eine Höhle. Sie ist auffallend gross, ähnlich wie beim Schnitt der Fig. 1, der weiter nach aussen durch das Auge gelegt ist. Die Nervenfaserschicht, oder besser, der Randschleier, der dem Gesagten zufolge der Fläche nach getroffen ist, zeigt folgendes Bild. Er lässt ein überaus feines Netzwerk von Linien erkennen, das sehr verschieden grosse und verschieden gestaltete Maschenräume umschliesst, die offenbar mit Flüssigkeit gefüllt waren. Am Präparate zeigen sie keinen Inhalt. Innerhalb der Linien des Netzes, nie innerhalb der Maschenräume, gewahrt man stark lichtbrechende, glänzende, bei Färbung mit alkoholischem Boraxkarmin intensiv tingierbare

Körner. Durch Höher- und Tieferstellen des Tubus überzeugt man sich leicht, dass die glänzenden Körner die Querschnitte von senkrecht gegen die Oberfläche ziehenden Fasern sind. Nun sieht man, wie schon die Fig. 1, dann aber noch sehr zahlreiche andere Figuren dieser und der anderen Tafeln zeigen, auf Schnitten, welche senkrecht durch die Retina geführt sind, in der Nervenfaserschicht oder dem Randschleier eine grosse Menge senkrecht zur Innenfläche ziehender Streifen oder Fäden, wodurch der Randschleier eine senkrechte Streifung annimmt. Es ergänzen und erklären sich also die Flach- und Querschnitte gegenseitig.

Innerhalb der Linien des Netzwerkes, das man an einem Flachschnitt durch die Nervenfaserschicht sieht, bemerkt man, was gleichfalls an dem Schnitte der Fig. 3 zu sehen ist, vereinzelte Zellkerne, wie solche ja auch auf senkrechten Schnitten durch die Retina zerstreut vorkommen.

Der dritte Schafembryo, dessen Kopf ich in Sagittalschnitte zerlegt habe und dessen Auge ich schildern will, hatte eine Nackensteisslänge von 10,3 mm und eine Scheitelsteisslänge von 8,8 mm; seine Kopflänge betrug 6,6 mm. Er entsprach ungefähr der als Stadium II bezeichneten Entwicklungsstufe des Schweines in meiner Arbeit über Gesichtsentwicklung. Nach der Untersuchung in toto, im auffallenden Licht, habe ich notiert, dass der dritte Kiemenbogen tiefer lag als der erste und zweite, was übrigens auch bei den vorigen Embryonen der Fall war, dass hinter ihm der Sinus cervicalis folgte, auf dessen Grund der vierte Kiemenbogen lag, und dass der Sinus cervicalis von der Herzwölbung durch eine schmale Leiste getrennt war. — Die Serie zeigt zunächst wieder den gelappten Pupillarrand der Augenblase mit den zwei dorsalen und der vorderen ventralen Randkerbe, während die hintere ventrale Randkerbe, wenn man überhaupt von einer solchen hier sprechen kann, nur ganz undeutlich ist. Der obere Randlappen umschliesst wieder eine ganz kleine spaltförmige Höhle, die alsbald schwindet. Die obere Wand der Augenblase senkt sich, wie früher, in die dorso-mediale Wand des Linsenbläschens ein und drückt diese etwas ein. Es ist dies auch an dem auf Taf. XI, Fig. 4 abgebildeten Schnitte aus dieser Serie zu sehen. Infolge dieser Einbuchtung der dorsalen Wand erscheint erstens das ganze Auge auf dem Äquatorialschnitt wieder in einen nasalen und temporalen Lappen geteilt und zweitens wird durch

sie der Glaskörperraum in der Mitte bis auf einen ganz minimalen Spaltraum, in welchem nur ein paar flache Bindegewebszellen Platz finden, verdrängt. Wie früher, ist also auch jetzt auf solchen Schnitten der Glaskörperraum in zwei Hälften geteilt, entsprechend den beiden Lappen, in die das ganze Auge geteilt erscheint. Nach innen zu werden die beiden Räume etwas grösser, als sie auf dem abgebildeten Schnitte zu sehen sind. Bezüglich der Differenzierung der Retina gilt im wesentlichen das schon früher Gesagte. — Die fötale Augenspalte ist aussen sehr weit und lässt hier reichliche Mengen gefässführenden Bindegewebes eintreten; sodann wird sie, wie dies auch der abgebildete Schnitt zeigt, sehr schmal, um sich schliesslich weiter nach innen gegen den Augenblasenstiel zu, aber noch am Bulbus selbst, wieder etwas zu erweitern und hier die ziemlich weite Arteria hyaloidea in Begleitung von einer geringen Menge Bindegewebes eintreten zu lassen. Der Augenblasenstiel zeigt zu dieser Zeit noch recht einfache Verhältnisse; er ist lange nicht so kompliziert wie beim Kaninchen, wo er in die mediale Wand der Augenblase hineingestülpt ist, woraus, wie erwähnt, sehr merkwürdige Bilder von Äquatorialschnitten resultieren. — Die fötale Augenspalte erstreckt sich bei diesem Embryo kaum zwei Schnitte weit (bei einer Schnittdicke von $15\ \mu$) auf den Augenblasenstiel. Dann nimmt dieser auf dem Schnitte alsbald die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes mit kurzer ventraler Basis und hohen Seitenflächen an, um schliesslich mit dem Hirn in Verbindung zu treten.

Der vierte Embryo, dessen Auge ich beschreiben will und dessen Kopf ich in Sagittalschnitte zerlegt habe, entsprach in der Ausbildung und Konfiguration des Kopfes dem von mir in meinem Tafelwerk abgebildeten und als Stadium IV bezeichneten Schweineembryo. Er hatte eine Nackensteisslänge von 12,4 mm und eine Scheitelsteisslänge von 12,0 mm. Nach der Untersuchung in toto habe ich notiert, dass der dritte Kiemenbogen schon vom zweiten bedeckt war und dass sich hinter diesem eine kleine Grube als letzter Rest des Sinus cervicalis einsenkte. Im Grunde dieser Grube steckte wohl sicher, wie früher, der vierte Kiemenbogen. Die Grube war kleiner als beim dritten hier beschriebenen Schafembryo. Wie schon die Tatsache, dass das Auge dieses Embryo schon reichliches Pigment enthält, beweist, hat die Differenzierung im Vergleich mit dem vorigen Stadium beträcht-

liche Fortschritte gemacht. Die Incisuren des Augenblasenrandes sind wieder sehr gut sichtbar, vor allem die beiden oberen; weniger deutlich ist die vordere untere; eine hintere untere ist nur angedeutet. Im oberen Randlappen ist, wie im vorigen Stadium, wieder ein allerdings nur auf einigen wenigen Schnitten sichtbarer Spaltraum zwischen den beiden Blättern der Augenblase zu sehen. Die Pigmentierung des Innenblattes beginnt schon bald hinter dem Umschlagsrand; vom Rande der fötalen Augenspalte hält sie sich aber noch zunächst sehr weit fern. Erst auf Schnitten, auf denen die Augenspalte enger wird, tritt sie näher an diese heran. Die Pigmentkörnchen sind ausschliesslich auf die genetisch freie Seite des Blattes beschränkt. Das Blatt wird nach aussen, gegen den Augenblasenrand zu, dicker und hier liegen die Kerne mehrreihig übereinander. Auf dem Schnitt durch den Äquator bulbi aber liegen sie in einfacher Reihe, sind rundlich und nehmen die genetisch basale Seite der Zellen in Anspruch. Alles dieses entspricht den Verhältnissen beim Kaninchen. Neben der fötalen Augenspalte treten in den Umschlagsrändern alsbald enge Hohlräume auf. Die Spalte wird ungefähr in der Äquatorialebene des Bulbus so eng, dass sich kein Bindegewebe mehr zwischen die Ränder eindringen kann. Auf den Schnitten, welche dicht hinter der Linse durch das Auge gehen, zeigt die Scheidewand, welche die beiden in den Umschlagsrändern gelegenen Spalträume trennt, die Neigung zu schwinden. Darin ist die erste Spur des völligen Schwindens der fötalen Augenspalte zu erblicken. Erst weit hinten, beim Übergang in den Augenblasenstiel, erweitert sich die Spalte wieder, um die Arteria hyaloidea eintreten zu lassen. Die Spalte setzt sich dann eine Strecke weit auf den Augenblasenstiel fort. Dieser erscheint, nachdem der letzte Rest der fötalen Augenspalte an ihm geschwunden ist, ungefähr kreisrund mit eben solcher Höhle, wird dann oval mit senkrecht gestellter längerer Achse, das Lumen wird lanzettförmig und schliesslich setzt sich der Stiel mit dem Hirn in Verbindung. — Der auf Taf. XI, Fig. 5 abgebildete Schnitt geht ziemlich genau durch den Äquator des Auges. Er trifft noch die Linse, zeigt an ihr die in Entwicklung begriffene Linsenfasermaße und an der Innenfläche ihrer ventralwärts gekehrten Wand den uns schon bekannten Zellhaufen, der eigentümlicherweise hier mit der Wand direkt in Verbindung steht. Die Symmetrie des ganzen Auges,

der Retina sowohl, als des Glaskörperraumes, tritt ganz unverkennbar zu Tage. Ganz prachtvoll sind an Äquatorialschnitten durch das Auge in diesem Stadium die von den kegelförmigen Fortsätzen der Innenfläche der Retina auslaufenden Gliafasern zu sehen. Diese gehen radiär verlaufend und zahlreiche seitliche Äste abgebend in den ungemein dichten und feinen Faserfilz über, der den Glaskörperraum erfüllt. — Was das Pigmentblatt der Retina betrifft, so beachte man an dem abgebildeten Schnitt, dass das Pigment erst in einiger Entfernung von der fötalen Augenspalte aufzutreten beginnt, dass die Pigmentkörnchen alsbald in grosser Menge in den Zellen erscheinen, dann aber, gegen die dorsale Wand zu, immer spärlicher werden. Ebenso sind sie, wie man sich bei der Verfolgung der Serie überzeugen kann, an der medialen Wand, also dem Augenhintergrund entsprechend, nur in geringer Menge vorhanden. Besonders wichtig für die Orientierung des Auges ist, dass jetzt schon die Anlagen der Augenmuskeln mit Sicherheit zu erkennen sind. Der Querschnitt durch die Anlage des Rectus superior liegt über der Mitte der dorsalen Wand der Augenblase, direkt gegenüber der fötalen Augenspalte; die Anlage des Rectus inferior, etwas nasal von der fötalen Augenspalte. Diese Angaben gelten für den Äquatorialschnitt durch das Auge.

Der letzte Schafembryo, dessen Augen ich untersuchte, war schon bedeutend älter. Er mass in der Scheitelsteisslinie 17,6 mm und in der Nackensteisslinie 15,0 mm. Die Augen waren schon ziemlich stark schief gestellt, so dass die Augenachsen nach hinten und zugleich etwas nach oben konvergierten. Infolgedessen gaben natürlich die Sagittalschnitte durch den Kopf keine reinen Äquatorialschnitte mehr durch die Augen; diese waren vielmehr schief getroffen und es musste die obere temporale Wand in der Schnittserie früher erscheinen, als die untere nasale. Wie die ganze Augenblase war natürlich auch die Linse nicht rein äquatorial, sondern gleichfalls schief getroffen. Zufälliger-, und ich muss in diesem Falle sagen, glücklicherweise war nun die Serie nicht ganz genau sagittal, sondern ein klein wenig schief geführt und infolgedessen gingen die Schnitte durch das rechte Auge der Äquatorialebene mehr parallel, als die durch das linke, wenngleich auch sie keine reinen Äquatorialschnitte waren. Ich habe daher von diesem Embryo einen Schnitt durch das rechte, nicht, wie

bisher und auch sonst in fast allen Fällen, durch das linke Auge abgebildet (Fig. 6, Taf. XI). Der Kopf war, wie die anderen Köpfe, von der linken zur rechten Seite geschnitten; der abgebildete Schnitt ist also von der medialen Seite gesehen, zeigt daher die gleiche Orientierung, wie der eines linken Auges, das von aussen nach innen geschnitten ist. Die mit n bezeichnete Wand ist also wieder die nasale, die mit t bezeichnete die temporale. Das Querschnittsbild der Retina und das der Linse zeigen sofort, dass die Schnittebene schief zur Äquatorialebene verläuft. Die obere temporale Wand ist näher dem hinteren Pol der Augenachse getroffen, als die vordere nasale. Da nun der Grad der Differenzierung vom hinteren Augenpol nach vorn allmählich abnimmt, muss die Retina auf einem solchen Schnitt im hinteren temporalen Quadranten am höchsten, im vorderen nasalen am wenigsten entwickelt sein. Das, was zunächst an dem abgebildeten Schnitt in die Augen fällt, ist die eigentümliche viereckige Form des Schnittes; sie war, wenn auch weniger ausgeprägt, schon in den früheren Stadien (vgl. namentlich die Figuren 5 und 4) zu erkennen. Wie beim Kaninchen, erscheint also der Bulbus von oben nach unten zusammengedrückt.

Die Retina zeigt im oberen temporalen Quadranten, also dort, wo der Schnitt den höchsten Grad der Differenzierung erkennen lässt, im wesentlichen denselben Bau, den wir schon von dem allerdings relativ beträchtlich älteren Stadium der Retinaentwicklung des Kaninchens kennen, von dem die Fig. 12, Taf. XI eine Vorstellung gegeben hat. Sie lässt also von innen nach aussen folgende Schichten erkennen: 1. die Nervenfaserschicht, die aus dem „Randschleier“ hervorgegangen ist; 2. die Ganglienzellenschicht, die dort, wo sie am dicksten ist, mehrere Reihen von Kernen erkennen lässt; 3. die Anlage der inneren retikulären Schicht, die aber noch zahlreiche Kerne enthält und weder nach innen gegen die Ganglienzellenschicht, noch nach aussen gegen diejenige Schicht, die ich wieder, da sie die mächtigste ist, als Hauptschicht der Retina bezeichnen will, eine scharfe Grenze zeigt; endlich 4. die eben genannte Hauptschicht, die mehr als die halbe Dicke des ganzen Schnittes durch die Retina einnimmt. Sie ist aussen von einem hellen Saum begrenzt, der senkrecht gestreift ist und in dem zahlreiche Mitosen, die fast ausnahmslos dicht unter der äusseren Oberfläche des Innenblattes der Retina, also

dem Tapetum nigrum zugekehrt, liegen, wahrzunehmen sind. Die Kerne dieser Hauptschicht sind wieder, wie beim Kaninchen, zweierlei Art: ovale, blasse und langgestreckte, dunkle; gross ist übrigens der Unterschied zwischen beiden Arten jetzt noch nicht. Man kann nun an der Figur ganz gut sehen, dass die Differenzierung der Retina von hinten nach vorn allmählich abnimmt, wenn man von rechts oben, d. h. von einer dorsal und temporal gelegenen Stelle, nach links unten, also nach einer ventral und zugleich nasal gelegenen Stelle des Schnittes weiter schreitet. An der letztgenannten Stelle ist die Differenzierung noch am weitesten zurück, hier ist sie nicht weiter fortgeschritten, als im vorigen Stadium, dem die Fig. 5 entnommen ist. Die Retina lässt also hier nur die dünne, in der Anlage begriffene Nervenfaserschicht oder den Randschleier und eine mächtige zellige Schicht, die fast die ganze Dicke des Querschnittes einnimmt, erkennen. Die Ganglienzellenschicht schwindet allmählich von der dorsalen zur ventralen Wand dieses Schnittes, also in Wirklichkeit von nach vorn, und es macht namentlich an der rechten Seite des Auges den Eindruck, als ob sie sich mit der Hauptschicht vereinigte.

Das äussere oder Pigmentblatt der Retina ist an der dorsalen Wand, also näher dem hinteren Augenpol, sehr viel dünner und ärmer an Pigment, als an der dem vorderen Augenpol näheren ventralen. Am dicksten, gleichzeitig aber auffallend pigmentarm, erscheint sie an einer ganz kleinen Stelle ungefähr in der Mitte der unteren Wand (vgl. die Figur). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Stelle der Verschlussstelle der fötalen Augenspalte entspricht. Als letzter Rest der Spalte ist jetzt nur die Eintrittsstelle der Arteria hyaloidea an der Unterfläche des Optikus zurückgeblieben. Während aber an der Pars optica retinae die fötale Augenspalte jetzt völlig geschwunden ist, ist sie am vorderen Teil der Pars caeca, aus dem die Pars iridica hervorgeht, noch erhalten. Der untere Pupillarrand zeigt an diesem Embryo ein eigentümliches Verhalten, das ich nicht unerwähnt lassen will. Man findet nämlich in beiden Augen nasalwärts von der hier schon im Verschluss begriffenen Augenspalte eine Randkerbe. Ganz dasselbe sehe ich an einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 14,5 mm SS und 13 mm NS, also bei einem etwas jüngeren Embryo als dem vorliegenden. Bei einem Embryo von

20 mm SS und 17 mm NS kann ich aber von dieser Randkerbe nichts mehr wahrnehmen. Die beiden zuletzt erwähnten Serien gehören zu denen, die ich schon vor 25—30 Jahren angefertigt habe. Namentlich die erste davon zeigt den Embryo in tadelloser Fixierung.

Im Glaskörperraum liegt die Linse, umgeben von einem dichten Gefäßnetz und von Glaskörperresten. Die Linse ist nur mehr im Anschnitt oder wenigstens nahe dem Ende getroffen. Ventral und zugleich nasal sind zahlreiche Kerne von Linsenfasern zu sehen. Zwei Schnitte weiter nach innen ist auch dieser Rest der Linse verschwunden.

Ich habe in die Figur auch die Kontur des Querschnittes des Rectus superior eingetragen. Er liegt wieder ziemlich genau gegenüber der Stelle, wo an der ventralen Wand das Pigmentblatt der Retina weniger pigmentiert ist, einer Stelle, die, wie gesagt, der Verschlußstelle der fötalen Augenblase entspricht.

III. Hund. Der jüngste Hundeembryo, dessen Kopf ich in Sagittalschnitte zerlegt habe, stand ungefähr in der Mitte zwischen den Stadien IX und X des Kaninchens, die ich in meinem Tafelwerk über die Entwicklung des Gesichtes abgebildet habe. Die Kopflänge des Embryo betrug 5,5 mm, die anderen Maße habe ich leider nicht notiert; aber ich habe den Kopf eines Embryo von genau derselben Kopflänge in drei Ansichten gezeichnet und auf den Zeichnungen angegeben, dass die NS-Linie des Embryo 7,7 mm betragen habe. Es ist auffallend, dass Hundeembryonen dieser Entwicklungsstufe Kaninchenembryonen korrespondierenden Alters sehr viel ähnlicher sehen, als Schaf- oder Schweineembryonen. Kaninchen-, Hunde- und, wie ich hinzufügen kann, Katzenembryonen haben, wenn ich mich so ausdrücken darf, ein viel feiner ausgearbeitetes Gesicht, als Schaf- und Schweineembryonen. Dies gilt von den jungen Embryonen geradeso wie von älteren. Auf die Verschiedenheit der Physiognomien junger Säugetierembryonen habe ich übrigens schon in dem erwähnten Tafelwerk hingewiesen.

Der Hundeembryo, dessen Auge ich zunächst beschreiben will, zeigte noch eine weit offene Halsbucht, in deren Grund der dritte und vierte Kiemenbogen sehr deutlich sichtbar waren. Die Bucht war nach der dorsalen Seite von der Retrobranchialleiste

(His) begrenzt, die sich um das Hinterende der Halsbucht ventralwärts in einen vor der Herzwölbung gelegenen Streifen fortsetzte. Wie überall, ist die Retrobranchialleiste nicht in der proximalen Verlängerung der Extremitätenleiste gelegen, wie His einmal meinte, sondern ventral davon. Retrobranchial- und Extremitätenleiste haben also nichts mit einander zu tun. Ich habe mich darüber schon vor 30 Jahren („Zur Entwicklungsgeschichte des Halses“ 1886) geäußert. Das Auge dieses Embryo nun zeigte folgendes. Von den Randkerben war merkwürdigerweise nur die untere temporale deutlich zu sehen, also diejenige, welche bei allen bisher untersuchten Embryonen vom Kaninchen und Schaf am undeutlichsten war. Der aus dieser Serie auf Taf. XI, Fig. 7 abgebildete Schnitt dürfte das Auge noch etwas nach aussen von der Äquatorialebene treffen. Das Linsenbläschen ist noch ziemlich voll getroffen; es schwindet aber schon am dritten Schnitt hinter diesem. In der Höhle des Bläschens, und zwar auf diesem Schnitt an der Linsenfaserwand, liegt etwas Zelldetritus, wie er aus der hier ausgeschiedenen Zellmasse hervorzugehen pflegt. Solcher Detritus findet sich auch in den älteren, noch zu beschreibenden Entwicklungsstadien, sowie auch bei einem jüngeren Embryo, dessen Nackensteisslänge ungefähr 5,0 mm betrug und von dessen einem Auge ich eine Frontal-, von dessen anderem ich eine Horizontalschnittserie besitze, nur in verhältnismässig geringer Menge vor. Es treten also wohl beim Hund während der Entwicklung der Linse aus der Wand des Linsenbläschens sehr viel weniger Zellen aus als beim Kaninchen (vgl. meine Monographie über den Bau und die Entwicklung der Linse). Das, was in erster Linie an Äquatorialschnitten von Augen junger Hundeembryonen auffällt, und was auch schon an der Fig. 7, namentlich, wenn man sie mit den Figuren 1 und 4 vom Schaf vergleicht, unverkennbar ist, ist ihre beträchtliche Höhe. Namentlich in den folgenden Stadien (vgl. Fig. 8 und 9 derselben Tafel) übertrifft der vertikale Durchmesser des Auges den horizontalen oder naso-temporalen ganz beträchtlich. Diese Eigentümlichkeit habe ich in dieser starken Ausprägung bei keinem zweiten Säugetier bisher gesehen.

Die fötale Augenspalte ist an dem abgebildeten Schnitte noch ziemlich breit; sie wird nach innen zu alsbald ganz eng, um sich erst ganz hinten in der Nähe des Augenblasenstieles wieder etwas zu verbreitern. Auf den Stiel aber setzt sie sich

nicht fort. — Der Glaskörperraum ist auf diesem und den benachbarten Schnitten noch recht eng; der Form nach ist er vielleicht, namentlich auch im Hinblick auf das nächst folgende Stadium, als fünfeckig zu bezeichnen, mit nach oben gerichteter Basis und nach unten, der fötalen Augenblasenspalte zu gewendeter Spitze. Die bilaterale Symmetrie ist am ehesten noch in der Nähe des Augenhintergrundes ausgesprochen; sehr deutlich ist sie aber auch hier zu dieser Zeit nicht. Die Bildung des Randschleiers hat bereits begonnen. Am meisten ist sie an der dorsalen Wand und am Augenhintergrund vorgeschritten. Vorn und hinten ist sie eben erst angedeutet.

Der nächste Embryo hatte eine Kopflänge von 6,0 mm. Nach der Untersuchung im auffallenden Licht in toto habe ich notiert, dass er dem Kaninchenembryo des Stadium XI (vgl. Gesichtsentwicklung) entsprach. Von den Randkerben der Augenblase waren die beiden oberen und die vordere untere deutlich; die hintere obere schien in die hintere untere überzugehen. Der aus dieser Serie abgebildete Schnitt (Fig. 8) trifft noch das Lumen des Linsenbläschens; aber schon der nächste geht durch die mediale Wand desselben. Der zweitmächste Schnitt zeigt an ihrer Stelle eine sehr weite Arteria hyaloidea. Die Fig. 8 ist in mehrfacher Hinsicht von Interesse: erstens übertrifft hier der Höhendurchmesser des Auges ganz ausserordentlich den horizontalen; zweitens ist das Innenblatt der Augenblase unten, an der fötalen Augenspalte, wie mittels eines Stieles mit dem äusseren Blatt verbunden, und drittens ist die Form des Glaskörperraumes jetzt deutlich bilateral-symmetrisch, indem er eine obere nasale und obere temporale Ecke unterscheiden lässt. Am äusseren Blatt ist noch auffallend, dass es sowohl im Bereiche des Stieles, wenn wir diesen noch zu ihm rechnen wollen, als auch rechts und links davon auffallend dick ist. Im übrigen stellt das äussere Blatt ein schönes, einreihiges und einschichtiges kubisches Epithel mit bodenständigen, runden Kernen dar. Die Differenzierung des inneren Blattes hat nur geringe Fortschritte gemacht. Die Augenblasenspalte erweitert sich nach innen etwas, geht aber ebenso wenig, wie früher, auf den Augenblasenstiel über. Die Schnitte, die gerade noch das äussere Blatt der Augenblase treffen, geben hier Bilder, wie ich sie später von einem menschlichen Embryo beschreiben werde.

Der dritte Embryo, dessen Auge ich auf Sagittalschnitten untersucht habe, hatte eine Kopflänge von 7,6 mm. Die Scheitelsteisslänge betrug 10,0 mm, die Nackensteisslänge 10,5 mm. Die Halsbucht war vollständig geschwunden; der vordere Extremitätenstummel noch rund. Schon bei der Untersuchung des Embryo im auffallenden Licht konnte man die bilaterale Symmetrie des Auges, d. h. seine Teilung in eine vordere oder nasale und hintere oder temporale Hälfte sehr deutlich und sicher erkennen. Im Grad seiner Ausbildung entsprach dieser Embryo, wenigstens was den Kopf betraf, dem Embryo des Stadiums XIV des Kaninchens (siehe Gesichtsentwicklung). Schon die ersten Schnitte, die die Augenblase treffen, zeigen eine tiefe Einbuchtung ihrer dorsalen Wand. Als bald nimmt dann die Augenblase eine Form an, die an den Schnitt der Fig. 13, Taf. XI, vom Schwein erinnert; man kann also an ihr eine dorsale, vordere und hintere Wand unterscheiden. Die drei Wände gehen zwar mit abgerundeten Winkeln ineinander über, stehen aber doch entschieden senkrecht aufeinander. An den unteren Rand der beiden Seitenwände setzt sich dann an den nächsten Schnitten die ventrale Wand an, die in der Mitte durch die fötale Augenspalte geteilt ist. Der Äquatorialschnitt bekommt dann die typische viereckige, beim Hund fast quadratische Form, wie sie auf der Fig. 9, Taf. XI in die Augen springt. In der dorsalen Wand tritt jetzt eine Höhle auf, ähnlich wie eine solche auch beim Schwein zu sehen ist und wie sie uns besonders schön auf den Fig. 8—10, Taf. XI vom Kaninchen entgegengetreten ist. Der Schnitt der Fig. 9, Taf. XI geht knapp vor dem Äquator, der zweite, in Fig. 10 aus dieser Serie abgebildete, etwas weiter nach innen von ihm durch das Auge. Jener trifft noch die Linse, zeigt deren Lumen und die sehr schöne Linsenfaserwand mit ihren dicht gedrängten, der basalen Seite näher als der freien stehenden Kernen. Die Differenzierung der Retina hat weitere Fortschritte gemacht. Ihre Nervenfaserschicht ist namentlich an der oberen Wand sehr dick, nimmt dann an den Seitenwänden allmählich ab und schwindet an der ventralen Wand in ziemlicher Entfernung von der fötalen Augenspalte vollständig. Das Innenblatt der Augenblase wölbt sich schon an den vorhergehenden Schnitten etwas gegen die Linse vor, ähnlich wie dies auch an dem abgebildeten Schnitte zu sehen ist, aber sie drückt die Linsenwand nicht, wie beim Schaf, ein

(vgl. damit die Fig. 1 und 4). Gegen den Augengrund zu wird die Vorwölbung stärker, so dass man schliesslich fast von einer flachen, in den Glaskörperraum vorspringenden Falte sprechen kann. Eine solche ist auch auf dem Schnitt der Fig. 10 zu sehen, der der sechste hinter dem der Fig. 9 ist und zugleich der erste, der keine Spur von der Linse mehr erkennen lässt, sondern an ihrer Stelle lockeres, gefässführendes Bindegewebe. Noch weiter nach hinten gegen den Augenhintergrund zu wird diese Falte noch höher und springt schliesslich soweit vor, dass der Glaskörperraum so niedrig wird, dass der horizontale Durchmesser mehr als fünfmal so lang wird, als sein vertikaler. Gleichzeitig vertieft sich auch die von oben und aussen her in das innere Blatt der Augenblase einschneidende Furche, so dass also in der Tat die obere Wand des Innenblattes der Retina zwei recht scharf voneinander geschiedene Lappen erkennen lässt. Die Scheidung in zwei Lappen wird am Auge noch dadurch deutlicher und schärfer, dass geradeso, wie beim Kaninchen, von unten her und zwar von der Stelle, an der sich die fötale Augenspalte geschlossen hat, eine Falte gegen die Linse und den Glaskörper vorspringt.

Auf dem Schnitt der Fig. 9, der, wie gesagt, das Auge dicht vor dem Äquator trifft, ist die Augenspalte noch offen, aber schon auf dem nächsten Schnitt zeigt sie die Tendenz, sich zu schliessen und auf dem zweitnächsten ist die Verbindung der beiden Blätter der Augenblase gelöst und der Zustand erreicht, den dann auch die Fig. 10 vor Augen führt, wo die beiden Blätter der Augenblase überall weit voneinander abstehen und zwischen ihnen in der Mitte der oberen und der unteren Wand der Augenblase ein grösserer dreieckiger Raum vorhanden ist. So wird also hier im Prinzip genau so, wie auf dem Schnitt der Fig. 11, Taf. X vom Kaninchen, durch zwei von der Mitte der dorsalen und der ventralen Wand vorspringende Falten der Glaskörperraum in zwei symmetrische, ungefähr gleichgrosse Hälften, eine nasale und eine temporale, geteilt. Auf der Fig. 10, Taf. XI, erscheint der Glaskörperraum und natürlich auch der ganze Bulbus als ein verschobenes Viereck mit etwas eingedrückten Wänden; die dorsale und ventrale Wand sind dabei tiefer eingedrückt als die nasale und temporale. — Die Augenspalte ist also jetzt ungefähr vom Äquator bulbi an bis zum Augenhintergrund ge-

geschlossen; erst hier, wo der Stiel der Augenblase an das Auge herantritt, öffnet sie sich wieder und lässt drei oder vier Schnitte weiter nach innen (bei einer Schnittdicke von $15\ \mu$) die Arteria hyaloidea eintreten. Sie bleibt im ganzen ungefähr auf zwölf Schnitten offen, um nach innen zu allmählich breiter zu werden und sich schliesslich ganz zu verflachen. Dem Gesagten zufolge lässt also das Auge des Hundes in diesem Stadium ganz unverkennbar eine Teilung in eine nasale und eine temporale Hälfte erkennen, eine Teilung, die auf einer Lappung des Innenblattes der Retina beruht und von dieser erzeugt wird.

Der nächste Hundeembryo, dessen Kopf ich in Sagittalschnitte zerlegt habe, hatte eine Scheitelsteisslänge von 14,0 mm und eine Nackensteisslänge von 13,3 mm. Er war also schon beträchtlich grösser als der vorige. Auch standen die Augen nicht mehr so rein seitlich wie bisher, sondern hatten schon begonnen, sich nach vorn zu drehen. Daher wurden sie von der Sagittalschnittserie nicht mehr rein äquatorial, sondern etwas schief getroffen. Die bilaterale Symmetrie der Augen war schon bei der Betrachtung des unzerschnittenen Embryo im auffallenden Licht deutlich erkennbar. Die vorderen Extremitätenstummel zeigen zu dieser Zeit schon die ersten Spuren der Zehen, die hinteren noch nicht. — Was das Auge dieses Embryo betrifft, so bemerke ich zunächst, dass ich am Pupillarrand, natürlich abgesehen von der fötalen Augenspalte, keine Inzisuren mehr sehen kann. Die Augenblase selbst ist, abgesehen vom Pupillarrand, am ganzen Bulbus geschlossen, die beiden Blätter der Augenblase haben sich voneinander getrennt und an der Verschlussstelle ist eine kleine Höhle aufgetreten, die sich in der Serie bis zum Augenhintergrund verfolgen lässt. Eine ähnliche Höhle tritt auch in der dorsalen Wand der Augenblase direkt gegenüber dieser unteren Höhle auf; diese beiden Höhlen sind uns schon in früheren Stadien begegnet. Die obere oder dorsale tritt in der Serie früher auf als die untere oder ventrale, schwindet aber früher, während diese, wie erwähnt, bis zum Augenhintergrund reicht. Die Art. hyaloidea tritt dicht am Auge in den Optikus ein. Auch beim Hund ist, wie beim Kaninchen und Schaf, im Optikus nur ein einziges Gefäss enthalten. Auffallend ist die ausserordentlich geringe Grösse des Querschnittes des Nerven auf allen nun folgenden Schnitten der Serie; man hat in der Tat oft Mühe, den Nerv

zwischen den vielen anderen Gebilden in dieser Gegend — den Nerven, Gefässen und Muskelquerschnitten — herauszufinden.

Der Schnitt der Fig. 11 geht ungefähr durch den Äquator bulbi; er ist aber, wie gesagt, kein reiner Äquatorialschnitt; damit hängt es zusammen, dass die Wand des Auges oben und rechts weiter nach innen gegen den Augenhintergrund zu getroffen ist, als unten und links. Demnach erscheint auch die Retina dort höher differenziert als hier. Wenn auch die Differenzierung noch nicht so weit gediehen ist als bei dem ältesten Schafembryo, dessen Auge ich oben beschrieben habe (vgl. Fig. 6), so erinnert doch das Bild, welches man auf Schnitten erhält, sehr an das von jenem Embryo. Vor allem sieht man, dass die Retina im grössten Teil der Pars optica ausser einer Nervenfaserschicht schon eine Ganglienzellen- und eine innere retikuläre Schicht unterscheiden lässt. Darauf folgt dann wieder die ungemein mächtige Hauptschicht, die sich im weiteren Verlauf der Entwicklung zur inneren Körnerschicht, äusseren retikulären, äusseren Körnerschicht, sowie zur Stäbchen-Zapfenschicht weiter differenziert. Dort, wo die Ganglienzellenschicht undeutlich zu werden beginnt, kann man sie auf diesem und den benachbarten Schnitten in die Hauptschicht übergehen sehen.

Das äussere Blatt der Augenblase ist noch nicht im eigentlichen Sinne des Wortes pigmentiert. Wohl aber kann man bei genauer Untersuchung mit sehr starker Vergrösserung an der genetisch freien Seite des Pigmentepithels bei Färbung mit Boraxkarmin blassrosarot tingierte Körnchen sehen, die wohl zweifellos als Vorstufen der Pigmentkörnchen zu betrachten sind. Wie diese in früheren Stadien der Pigmentierung, fehlen sie unmittelbar am Umschlagsrand der beiden Blätter, sind in der Pars caeca viel zahlreicher als in der Pars optica und schwinden hinter dem Äquator.

Die Linse sowie der Glaskörper mit den Gefässen geben dasselbe Bild wie beim Schaf.

Im Anschluss an das über das Auge des Hundes Gesagte will ich noch erwähnen, dass ich aus alter Zeit eine Anzahl von Serien von Katzenembryonen aufbewahre, von denen für die vorliegende Arbeit besonders eine Sagittalschnittserie in Betracht kommt, weil sie zeigt, dass hier das Auge die bilaterale Symmetrie, die wir an den bisher betrachteten Augen kennen gelernt haben,

unzweideutig zur Schau trägt. Ich habe leider damals versäumt (es sind etwa 30 Jahre verflossen), im frischen Zustand oder doch nach der Fixierung vor dem Einbetten die Masse abzunehmen. An den sehr schönen Medianschnitten durch den Embryo beträgt nun die Scheitelsteisslänge 9,0 mm, die Nackensteisslänge 9,5 mm und die Kopflänge ungefähr 7,5 mm. Es kommt aber natürlich in Betracht, dass beim Einbetten in Paraffin die Objekte schrumpfen. Die Maße müssen also ursprünglich durchwegs grösser gewesen sein als die angegebenen. Vor der Einbettung dürfte der Embryo vielleicht noch ein klein wenig grösser gewesen sein als der Hundeembryo Nr. III, dessen Auge ich oben beschrieben habe. Jedenfalls stand er diesem Embryo in seiner Entwicklung näher als dem zuletzt beschriebenen. Die Sagittalschnittserie zeigt, dass das Auge, geradeso wie beim Hund, einen fast quadratischen Querschnitt hat. Der Glaskörperraum lässt also ebenfalls zwei Buchten, eine nasale und eine temporale, unterscheiden. Die fötale Augenspalte ist in der ganzen Ausdehnung des Bulbus geschwunden, die beiden Blätter der Augenblase haben sich voneinander getrennt und zwischen ihnen ist an der Verschlussstelle ein kleiner dreieckiger Raum aufgetreten. Das, was am Auge dieses Embryo ganz besonders auffällt, ist die ausserordentlich starke Pigmentierung der vorderen Bulbushälfte. Namentlich im Bereich der Pars caeca, und hier umso mehr, je weiter nach vorn, ist die Pigmentanhäufung an der genetisch freien Seite des äusseren Blattes der Augenblase sehr stark. Im Bereiche des Äquators ist sie viel geringer, und noch weiter nach hinten scheint sie allmählich ganz zu schwinden. Während also selbst bei dem zuletzt beschriebenen Hundeembryo, der doch entschieden relativ älter und weiter entwickelt war als dieser Katzenembryo, die Pigmentierung erst gewissermassen in Vorbereitung war, war sie bei der Katze schon sehr weit fortgeschritten.

IV. Schwein. Vom Schwein habe ich eine ziemlich grosse Zahl von Embryonen in Sagittal-, Quer- und Frontalschnitte zerlegt. Zur Untersuchung der Lappung der Retina und überhaupt der Symmetrie des Bulbus sind, wie schon erwähnt, die Sagittalschnittserien, die das Auge bei jüngeren Embryonen, bei denen es noch eine rein seitliche Lage hat, äquatorial treffen, weitaus

am geeignetsten. Von den in meinem Tafelwerk über die Entwicklung des Gesichtes in je drei Ansichten gezeichneten Schweineembryonen habe ich die ersten fünf in Sagittalschnitte zerlegt. Der jüngste dort gezeichnete Embryo hatte eine Nackensteisslänge (NS) von 8,8 mm und eine Scheitelsteisslänge (SS) von 7,7 mm Länge; er war also noch stark zusammengebogen. Ausserdem habe ich den Kopf eines genau gleichweit entwickelten zweiten Embryo in Querschnitte zerlegt. Solche Schnitte durch den Kopf, welche ventral die stärkste Vorwölbung des Vorderhirnes und dorsal die dem Isthmus rhombencephali entsprechende Einsenkung treffen, müssen, wovon man sich bei der Betrachtung meiner Figuren leicht überzeugen kann, das Auge zu dieser Zeit ungefähr in der Richtung seines horizontalen Meridians schneiden. Später, wenn das Obergesicht, vor allem die Rüsselregion, sich stärker ausbildet, nimmt das Auge eine etwas andere Stellung ein, so dass Schnitte in der oben angegebenen Richtung nicht mehr dem horizontalen Meridian entsprechen, sondern diesen in spitzem Winkel schneiden. In meiner Gesichtsentwicklung habe ich eine sehr ausführliche Charakteristik von Embryonen dieses Entwicklungsstadiums gegeben. Über die Entwicklung des Auges habe ich folgendes gesagt: „In Beziehung auf die Ausbildung des Auges, der Nase, des Gehörbläschens und der Kiemenbogen entspricht der Embryo am meisten dem Kaninchenembryo des Stadiums IX Über der Wölbung, welche vom Auge vorgetrieben wird, bemerkt man im auffallenden Lichte eine kleine trichterförmige Grube, so dass man den Eindruck bekommt, dass das Linsenbläschen noch nach aussen offen ist. Dies ist aber nicht der Fall. Auf Querschnitten sieht man, dass die Öffnung, wie schon Keibel richtig bemerkt hat, durch einen Zellpfropf verschlossen wird. Dieser Pfropf ragt ziemlich weit in die Höhle des Bläschens hinein. Er ist von zahlreichen Körnchen durchsetzt, wie sie sich auch sonst in den Rändern der Einstülpungsöffnung finden. Eine andere Eigentümlichkeit des Linsenbläschens besteht darin, dass sein Boden ganz frei von jener Zellwucherung ist, welche ich für das Kaninchen beschrieben habe. Bei meiner Bearbeitung des Baues und der Entwicklung der Linse hatte ich vom Schwein kein so junges Stadium untersucht, und wir lernen also jetzt eine neue, sehr interessante Modifikation kennen, eine Modifikation, welche zeigt, dass die Entwicklung der Organe

je nach den einzelnen Tierarten spezifische Unterschiede aufweist.“

In Beziehung auf die Retina lehrt die Sagittalschnittserie, dass der Rand der Augenblase ausser der fötalen Augenspalte noch die erwähnten Randkerben zeigt; und zwar ist hier auch die temporale untere Kerbe deutlicher als gewöhnlich zu erkennen. Von einer Lappung lässt das Innenblatt der Augenblase nur insofern etwas wahrnehmen, als die dorsale Wand ganz deutlich in den Glaskörperraum vorgewölbt ist und diesem dadurch die schon wiederholt bemerkte Scheidung in eine nasale und eine temporale Bucht aufzwingt. Die äussere Kontur des Innenblattes der Augenblase aber, die der Pigmentschicht zugekehrt ist, ist vollkommen rund, wie diese selbst. Die Differenzierung der Retina in eine Pars optica und Pars caeca hat insofern schon begonnen, als sich an jener bereits ein Randschleier als erstes Entwicklungsstadium der Nervenfaserschicht gebildet hat. Dieser Randschleier ist an dem in den Glaskörperraum vorspringenden Wulst der oberen Wand am dicksten. — Vielleicht eignet sich, etwa vom Schaf abgesehen, kein anderes Säugetier so vortrefflich zum Studium der Entwicklung des Glaskörpers, wie das Schwein, das noch den Vorzug hat, dass Schweineembryonen in normalen Zeiten stets in grosser Menge zu haben sind. Schon in diesem Stadium sieht man (und zwar besser auf Horizontal- als auf Sagittalschnitten durch das Auge) von den jetzt schon oft und von vielen Untersuchern beschriebenen kegelförmigen Erhebungen der Innenfläche der Retina die Gliafasern ausgehen und bis in den von mir beschriebenen perilenticulären Faserfilz ziehen, in welchen andererseits auch die von den kegelförmig ausgezogenen basalen Enden der Linsenzellen auslaufenden Fortsätze übergehen, auf die bekanntlich v. L e n h o s s é k bei seiner Ableitung des Glaskörpers von der Linse so grosses Gewicht gelegt hat. Zuweilen sieht man einen ganz besonders kräftigen und stark vorspringenden Retina-kegel und einen basalen Linsenkegel durch eine Brücke miteinander verbunden. — Die fötale Augenspalte ist zu dieser Zeit in ganzer Ausdehnung offen und ziemlich weit.

Der nächste Embryo, den ich in der Arbeit über Gesichtsentwicklung auf Taf. V, Fig. 2 abgebildet habe, war in der Nackensteisslinie (NS) 10,0 mm, in der Scheitelsteisslinie (SS) 9,0 mm lang. Ich habe damals bemerkt, dass der Embryo dem Embryo

der Fig. 17 der Keibelschen Normentafeln, dessen Alter auf 21 Tage angegeben ist, am nächsten kommen dürfte. Gegenüber dem vorigen hat er nur geringe Fortschritte in der Entwicklung gemacht. Diesen Embryo habe ich in Sagittalschnitte zerlegt, einen zweiten von derselben Grösse in Querschnitte, auf denen also wieder das Auge parallel dem horizontalen Meridian getroffen ist. Endlich bewahre ich noch zwei weitere Serien durch je ein Auge gleichweit entwickelter Embryonen auf, von denen die eine frontal, die andere horizontal durch den Kopf geführt ist. Auch in diesem Stadium sind die Einkerbungen des Pupillarrandes, vor allem der zwei dorsalen, deutlich erkennbar. In der dorsalen Wand der Augenblase tritt alsbald eine Höhle auf, die sich rasch vergrössert und bis zum Augenhintergrund reicht. Der auf Taf. XI Fig. 12 abgebildete Schnitt aus dieser Serie zeigt das dicke innere und das dünne einschichtige und grösstenteils einreihige, äussere Blatt der Augenblase und zwischen beiden, nach links oben weit ausgedehnt, einen mächtigen Hohlraum. Auf den weiter nach innen gegen die mediale Wand der Augenblase zu folgenden Schnitten setzt sich dieser Hohlraum auch in die rechte, d. h. temporale Wand der Augenblase fort. Wie die erwähnte, parallel zur Ebene des horizontalen Meridians geführte Serie zeigt, beruht die asymmetrische Ausdehnung des Hohlraumes bei dem Embryo, dem der Schnitt der Fig. 12 angehört, sicher auf einseitiger Schrumpfung; denn an dieser Horizontalschnittserie, die nicht die leiseste Spur einer Schrumpfung zeigt, ist der Raum im vertikalen Meridian am grössten und schwindet von hier aus ganz gleichmässig nach vorn und hinten, so dass also an der nasalen oder vorderen und temporalen oder hinteren Wand die beiden Blätter der Augenblase unmittelbar aneinander liegen. Es ist dies ganz gewiss das typische und normale Verhalten dieses Hohlraumes zu dieser Zeit der Entwicklung: ein in der Nähe des Pupillarrandes der Augenblase beginnender Spaltraum zieht im vertikalen Meridian an der dorsalen Wand der Augenblase nach hinten bis zum Optikuseintritt. Dieser Raum zeigt auf dem Schnitt ungefähr mondsichelförmige Gestalt; er ist natürlich auf den Sehventrikel zurückzuführen; steht er doch zu dieser Zeit noch durch den Augenstiel mit dem dritten Ventrikel in Verbindung. Im innigsten Zusammenhang mit der Bildung dieses Spaltraumes steht die Vorwölbung der dorsalen und medialen Wand des Innen-

blattes der Augenblase in den Glaskörperraum und gegen die mediale Fläche der Linse. Von dieser Vorwölbung ist an dem abgebildeten Schnitt nur insofern etwas zu merken, als die Innenfläche des retinalen Blattes der Augenblase einen flachen, in den Glaskörperraum vorspringenden Wulst bildet, während an der Aussenfläche nur eine Abflachung wahrnehmbar ist. Instruktiver ist in dieser Beziehung die erwähnte Horizontalschnittserie, die den im vertikalen Meridian verlaufenden, vom Innenblatt der Augenblase vorgetriebenen Wulst ungemein deutlich erkennen lässt. Demnach ist die Retina und im Zusammenhang damit der Glaskörperraum in zwei Hälften geteilt, eine nasale und eine temporale; ja auf den genau dem horizontalen Meridian folgenden Schnitten erscheint der Glaskörperraum vollständig in zwei voneinander getrennte Räume getrennt, indem sich in der Mitte zwischen die mediale Wand der Linse und den vertikalen Wulst der Retina das gefässreiche Bindegewebe einschiebt, das durch die fötale Augenspalte eindringt. Wenn also auch an dem abgebildeten Schnitt, der das Auge etwas medial vom Äquator trifft und die hintere Wand der Linse anschneidet, von einer bilateralen Symmetrie wenig zu merken ist, so ist sie doch in diesem Stadium schon ganz zweifellos vorhanden.

Von weiteren Eigentümlichkeiten erwähne ich, dass, wie schon Keibel richtig angegeben hat, bei Embryonen dieses Stadiums die Pigmentierung der Retina bereits begonnen hat: sie beginnt in geringer Entfernung vom Pupillarrand und in etwas grösserer von der fötalen Augenspalte (vergl. die Figur) und nimmt gegen den Augenhintergrund rasch ab, so dass dieser in der Mitte kaum etwas von Pigmentierung erkennen lässt. In der vorderen oder äusseren Hälfte des Auges ist das Pigmentblatt der Retina viel dicker als in der hinteren, aber überall einschichtig, wenn auch vorn stellenweise zweireihig.

An den mit Delafield und Eosin gefärbten Horizontalschnitten ist zu sehen, dass sich die Aussenseite des retinalen Blattes der Augenblase im Bereiche der vorderen Hälfte des Auges ziemlich stark rot färbt. Dieser rote Saum beginnt dicht hinter dem Pupillarrand und hört, indem er allmählich schmaler wird, in geringer Entfernung hinter dem Äquator auf. An der hinteren Wand, also am Augenhintergrund, rücken die Zellkerne bis an die Aussenfläche der Retina heran und hier

fehlt auch der rote Saum. An einer Frontalschnittserie durch einen gleich grossen Embryo reicht der Saum noch ziemlich weit über den Äquator hinaus, lässt aber gleichfalls die Mitte des Augenhintergrundes frei.

Über die Linse habe ich schon in der zitierten Arbeit bemerkt, dass ihre Höhle nur noch wenige unbedeutende Zellreste enthält. An zwei der erwähnten Serien kann ich in jedem Auge höchstens noch zwei Zellen oder Zellreste im Lumen der Linse sehen.

Den nächsten Embryo, den ich in Sagittalschnitte zerlegt habe, habe ich in der Arbeit über Gesichtsentwicklung auf Taf. V als Stad. III in drei Ansichten abgebildet. Seine Nackensteisslänge (NS) betrug 11.6 mm, seine Scheitelsteisslänge (SS) 12.5 mm. Ausser dieser Serie besitze ich noch sieben andere durch ungefähr gleichaltrige Embryonen, die zum grössten Teil frontal, eine davon auch horizontal durch das Auge geführt und in verschiedener Art gefärbt sind; sie haben mir seinerzeit, sowie zahlreiche andere Serien, zum Studium der Entwicklung des Glaskörpers und der Linse gedient. Die Grösse der betreffenden Embryonen habe ich mit 11, ca. 11, 12, und ca. 12 mm NS notiert. Ich fasse alle diese Embryonen mit dem zuerst erwähnten, in Sagittalschnitte zerlegten, als ein Stadium zusammen. Wie aus den für den ersten Embryo angegebenen Maßen (NS = 11,6, SS = 12,5 mm) hervorgeht, war der Abstand zwischen Scheitel- und Steisskrümmung zu dieser Zeit schon etwas grösser, als der zwischen Nacken- und Steisskrümmung; es hatte sich also der Kopf des Embryo etwas aufgerichtet. Ich habe in meiner Arbeit über Gesichtsentwicklung bemerkt, dass es sehr schwer hält, zu bestimmen, welchem der Keibelschen Embryonen dieser Embryo (Stad. III) entspricht; vielleicht steht er in der Mitte zwischen den Embryonen 19 und 20, die beide 22 Tage nach der Begattung dem Uterus des Muttertieres entnommen sind. Eine genaue Charakteristik des Embryo habe ich schon damals gegeben. Wie aus der Abbildung IIIa in jener Arbeit ohne weiteres zu ersehen ist, kann man die bilaterale Symmetrie des Auges, d. h. die Teilung in eine nasale und temporale Hälfte, jetzt schon bei auffallendem Licht am unzerschnittenen Embryo gut erkennen.

Die Sagittalschnittserie, an die ich mich bei der Beschreibung halte, gibt ganz prächtige Bilder. Von den Inzisuren des

Pupillarrandes ist die obere nasale weitaus die deutlichste. Bei der Verfolgung der Serie von aussen nach innen sieht man alsbald die Schnitte eine viereckige Form annehmen, wie sie für die parallel zur Äquatorialebene geführten Schnitte solcher Säugertieraugen ganz charakteristisch und typisch ist. Das Rechteck ist mit den längeren Seiten horizontal gestellt. Wir können also, wie beim Kaninchen, Schaf und Hund, wieder eine dorsale, nasale, temporale und ventrale Wand unterscheiden. Letztere ist in der Mitte durch die fötale Augenspalte geteilt, die dorsale dagegen enthält eine Höhle, die in der Richtung des vertikalen Meridians nach hinten läuft, aber bei diesem Embryo den Augenhintergrund nicht erreicht. Die Höhle ist etwas kleiner als im früheren Stadium. Trotzdem aber in der dorsalen Wand dieser Spaltraum zwischen den beiden Blättern der Augenblase vorhanden ist, läuft doch auch noch über die äussere Oberfläche des Auges im vertikalen Meridian eine flache Furche, welcher innen eine ziemlich mächtige, in den Glaskörperaum vorspringende Falte des retinalen Blattes der Augenblase entspricht. Man kann jetzt die Lappung der Retina sowie des ganzen Auges mit grosser Leichtigkeit sehen.

Die fötale Augenspalte ist noch nirgends geschlossen, wenn sie auch an einer beschränkten Stelle der Pars optica schon die Neigung dazu erkennen lässt. Sie erstreckt sich über die ganze ventrale Wand des Auges und setzt sich auch noch ein wenig auf den Optikus fort. In den die fötale Augenspalte begrenzenden Umschlagsrändern der Augenblase ist, wie beim Kaninchen und Hund, eine kleine Höhle enthalten. Die Pigmentierung beginnt erst in ziemlich grosser Entfernung von der Spalte; sie verhält sich im allgemeinen so wie im vorhergehenden Stadium.

Die Nervenfaserschicht oder der Randschleier der Retina hat an Dicke beträchtlich gewonnen. Was die sieben anderen Schnittserien durch Augen gleichaltriger oder ungefähr gleichaltriger Embryonen betrifft, von denen ich oben gesprochen habe, so bestätigen sie, wie zu erwarten war, die an Sagittalschnittserien angestellten Beobachtungen. Die Serien waren durchwegs recht dünn (5 bis höchstens 7,5 μ) geschnitten und in verschiedener Weise gefärbt (Hämatoxylin nach Delafield, alk. Boraxkarmin, Cochenille-Alaun und Nachfärbung mit Eosin, Säurefuchsin, Methylgrün, Bismarckbraun). Für den Nachweis

der Gliafasern des Glaskörpers ist es wichtig, die Präparate möglichst stark zu färben; ich habe daher die Grundfarbe (Hämatoxylin etc.) möglichst stark angewendet und dann entweder nur mit destilliertem Wasser ausgewaschen oder, bei Boraxkarminfärbung, nur sehr wenig mit salzsaurem Alkohol differenziert. Treibt man die Differenzierung zu weit, so kommt es leicht zur Entfärbung der Gliafasern. Wer sich an so behandelten, gut gefärbten Präparaten von der Entwicklung des Glaskörpers und seiner Fasern aus der Retina nicht überzeugen kann, ist überhaupt nicht zu überzeugen. Dass an dem Aufbau des Glaskörpers später auch das mit den Blutgefäßen einwuchernde und eingewucherte Bindegewebe teilnimmt, ist nicht zu leugnen; deshalb aber den Glaskörper als eine Mischung echter, also ektodermaler, Glia und mesodermalen Bindegewebes anzusehen, liegt kein Grund vor, ebensowenig wie man das Zentralnervensystem deshalb, weil in dasselbe mit den Gefäßen auch Bindegewebe eindringt, als eine Mischbildung aus Ektoderm und Mesoderm bezeichnen wird. Die wesentlichen Bestandteile sind doch die Derivate des Ektoderms.

An den mit Eosin nachgefärbten Präparaten sieht man wieder den hellen Saum an der Aussenfläche des Innenblattes der Augenblase. Auch jetzt erreicht er den Augenhintergrund noch nicht. Dagegen zeigt die Mehrzahl der Serien hier schon eine Pigmentierung des Aussenblattes; an zwei Serien ist sie sogar ganz besonders stark, während an einer anderen die Pigmentierung überhaupt, also auch vorn, fast völlig fehlt. Immer nimmt sie, wie schon geschildert wurde, von vorn nach hinten ab. In Beziehung auf die Stärke zeigt sie eine beträchtliche Variabilität.

Vom nächsten Stadium (Tafelwerk Taf. VI, Stad. IV) besitze ich wieder eine Sagittal-, eine Frontal- und eine Horizontalschnittserie; in die Sagittalschnittserie wurde wieder der abgebildete Embryo zerlegt. Dieser mass in der Nackensteisslinie (NS) 12,4 mm, in der Scheitelsteisslinie (SS) 12,9 mm. Er dürfte dem Embryo der Fig. 21 der Keibelschen Normentafeln entsprechen haben. Der Fortschritt, den er gegenüber dem früheren zeigt, ist nicht sehr gross. Wie die Figuren IV a und IV b (Tafelwerk) sehr deutlich zeigen, war die bilaterale Symmetrie des Auges schon ohne weiteres am unzerschnittenen Embryo zu sehen.

Sie gibt sich hier vor allem durch die eigentümliche Form des Pupillarrandes zu erkennen. Ich habe auf Taf. XI, Fig. 13 den vierten Schnitt der Serie gezeichnet, der die Augenblase trifft. Der erste dieser vier Schnitte enthält nur den Anschnitt der dorsalen Wand; am nächstfolgenden tritt in dieser schon die Höhle auf, die auch an dem abgebildeten Schnitte zu sehen ist. Zugleich sind der vordere und hintere Randlappen im Anschnitt getroffen und man erkennt die beiden dorsalen Inzisuren des Pupillarrandes. Auf dem dritten Schnitt beginnt im oberen Randlappen die Pigmentierung aufzutreten, um dann auf dem vierten, dem abgebildeten, stärker zu werden. Man sieht an der Figur, wie weit vom Umschlagsrand entfernt die Pigmentierung beginnt. Der Schnitt geht durch die Pars caeca, weshalb noch keine Nervenfaserschicht am inneren Blatt zu sehen ist. Eine solche tritt erst an den weiter nach innen zu folgenden Schnitten auf.

Auf den nächstfolgenden Schnitten setzt sich allmählich an den unteren Rand der nasalen und temporalen Wand auch die ventrale, durch die Augenblasenspalte geteilte Wand an. Von den ventralen Inzisuren des Umschlagsrandes ist nur die vordere zu erkennen. Dadurch erhält der Schnitt endlich das Aussehen der Fig. 14, Taf. XI, der der sechste medianwärts vom vorigen (Fig. 13) ist. Es ist das wieder ein typisches Bild eines ziemlich genau durch den Äquator geführten Schnittes durch ein Auge aus diesem Entwicklungsstadium. Die Form des Schnittes ist ein Viereck mit abgerundeten Ecken und einer dorsalen, nasalen, temporalen und ventralen Wand; die erstere enthält eine Höhle, die letztere ist in der Mitte durch die Augenspalte geteilt. In ziemlich grosser Entfernung von dieser und zwar auffallenderweise nasalwärts in grösserer, als temporalwärts, beginnt die Pigmentierung. In den Umschlagsrändern sind kleine Hohlräume enthalten, im nasalen ein grösserer als im temporalen; jedoch wird auch dieser schon auf dem nächsten Schnitt grösser und ist dann fast ebenso weit, wie der im nasalen Rande. Die Spalträume in den Umschlagsrändern sind natürlich dort, wo sich diese an der Augenspalte aneinander legen, durch eine aus zwei Lamellen bestehende Wand voneinander getrennt. Diese Wand setzt sich aus dem äusseren, hier nicht pigmentierten Blatt der Augenblase fort. Das dadurch gebildete Septum zwischen den beiden Spalträumen zeigt schon auf dem zweitnächsten Schnitt die Tendenz zu schwinden

und ist auf dem drittnächsten nicht mehr ganz vollständig. Die Fig. 15 zeigt die Mitte der unteren Wand des fünften Schnittes der Serie, nach einwärts von dem in Fig. 14 abgebildeten. Die Höhlen der beiden Umschlagsränder sind miteinander zu einem grossen, auf dem Schnitt dreieckigen Raum zusammengefloßen, wie wir ihn schon beim Hund (Taf. XI, Fig. 11) und Kaninchen (Taf. X, Fig. 11) kennen gelernt haben. Die Spalte bleibt an diesem Auge im ganzen an sieben Schnitten der Serie geschlossen. Auf dem Schnitt, dem die Fig. 15 entnommen ist, ist nichts mehr von der Linse zu sehen; der letzte Schnitt, der noch etwas von ihr zeigt, ist der zweitvordere. — Nun geht es in der Serie rasch zum Augenhintergrund. Der in Fig. 16 abgebildete Schnitt ist der zehnte medianwärts von dem in Fig. 14 abgebildeten (bei einer Schnittdicke von $15\ \mu$). Er trifft das Innenblatt der Augenblase am Augenhintergrund und zeigt die Lappung mit einer Deutlichkeit, die kaum übertroffen werden könnte. Die Furche, die dem vertikalen Meridian entlang läuft und uns schon an dem Schnitt der Fig. 14, ja selbst an dem der Fig. 13 begegnet ist, schneidet also in die dorsale Wand des Innenblattes der Augenblase bis zum Augenhintergrund ein. Schnitte, die etwas weiter lateral durch den Augenhintergrund geführt sind und die Nervenfaserschicht der Retina treffen, geben Bilder, ähnlich dem in Fig. 3, Taf. XI vom Schaf abgebildeten; nur fehlt an ihnen die fötale Augenspalte. Diese ist zwar auf dem Schnitt der Fig. 16 wieder vorhanden; sie hat aber erst auf dem unmittelbar vorhergehenden Schnitte begonnen, sich wieder bemerkbar zu machen. Sie ist sehr eng und enthält eine Bindegewebslamelle, die oben und unten je einen Gefässquerschnitt umschliesst. Der Schnitt der Fig. 17 ist der dritte Schnitt medianwärts von dem der Fig. 16. Er zeigt das Tapetum nigrum schräg geschnitten, daher scheinbar mehrreihig, obwohl es, wie Frontal- und Horizontalschnitte lehren, fast überall sehr deutlich einschichtig und einreihig ist. Die Augenspalte ist hier bedeutend erweitert. Sie setzt sich auch noch, wie die Fig. 18 zeigt, die den dritten Schnitt nach innen vom vorigen zeigt, auf den Optikus fort. Der Schnitt der Fig. 18 ist übrigens der erste, der keine Spur des Tapetum mehr zeigt; er trifft also den Optikus unmittelbar vor seinem Eintritt in die Retina. Die Rinne an seiner Unterfläche dringt sehr wenig tief ein. Sie verflacht sich bald, um nicht sehr weit von hier entfernt zu

schwinden. Sodann zeigt der Optikus im weiteren Verlauf zunächst einen elliptischen Querschnitt mit horizontal gestellter langer Achse und horizontalem schmalem Lumen. Diese Form des Querschnittes ändert sich erst in der Nähe des Gehirns.

Endlich bemerke ich, dass am rechten Auge desselben Embryo die Augenspalte zwar gleichfalls geschlossen ist, dass aber das Septum, das die Spalträume der beiden Umschlagsränder voneinander trennt und zugleich die beiden Blätter der Augenblase miteinander verbindet, nur auf einem einzigen Schnitt und auch da nur in ganz minimaler Ausdehnung durchbrochen ist.

Die Frontal- und Horizontalschnitte durch das Auge gleichaltriger Embryonen, die mit Boraxkarmin und Delafieldschem Hämatoxylin vorgefärbt und mit Eosin nachgefärbt sind und die eine Dicke von $7,5\mu$ besitzen, bestätigen in allen Punkten das Gesagte. Der helle rosarote Saum an der Aussenfläche des Innenblattes reicht jetzt bis zum Augenhintergrund, ebenso die Pigmentierung des äusseren Blattes. Auch an diesen Schnitten sind die Gliafasern ganz wunderbar klar und deutlich zu sehen. —

Was ältere Schweineembryonen betrifft, so habe ich aus den zahlreichen Schnittserien, die ich von ihnen besitze, keine Schnitte mehr abgebildet, da ich die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit in dem Nachweis der primären Scheidung der Retina in einen vorderen nasalen und hinteren temporalen Lappen erblicke. Ich kann aber doch nicht ganz mit Stillschweigen über die zahlreichen interessanten Tatsachen hinweggehen, die meine Präparate zeigen. Das Auge des unter der Bezeichnung Stad. V in meinem Tafelwerk abgebildeten Embryo, der eine NS von 13,4 mm und eine SS von 14,8 mm hatte, gibt auf Schnitten, die dicht hinter der Linse geführt sind, Bilder, die sehr an das der Fig. 11, Taf. X vom Kaninchen erinnern, mit dorsaler und ventraler Falte, nur dass die dorsale Falte mehr der Falte der Fig. 14, Taf. XI vom Schwein ähnlich sieht. Wie auf dem Schnitt durch das Kaninchenauge sind in den beiden Falten zwischen den Blättern der Augenblase dreieckige Hohlräume enthalten, die über den vertikalen Meridian ziehen, wie die Falte selbst. Von den Falten ist die dorsale die primäre, ursprüngliche, die ventrale ist erst gleichzeitig mit und infolge des Verschlusses der Augenblasenspalte entstanden. Wie beim Kaninchen ist das Tapetum nigrum unterhalb des dreieckigen Raumes der ventralen Falte ganz unpig-

mentierte. — Die Differenzierung der Retina hat noch keine merklichen Fortschritte gemacht; sie lässt also, wie bisher, am Innenblatt nur den Randschleier oder die Nervenfaserschicht und die Hauptschicht unterscheiden, wenn ich die mächtige, fast die ganze Dicke der Retina bildende Schicht, welche die Kerne führt, wieder so nennen darf. Aber schon bei einem Embryo, dessen NS-Länge 15,0 mm und dessen SS-Länge 16,5 mm betrug, war es in der hinteren Bulbushälfte bereits zur Differenzierung einer Ganglienzellen- und inneren retikulären Schicht gekommen. Die Bildung und Differenzierung dieser beiden Schichten geht Hand in Hand. Sowie sich die Ganglienzellenschicht von der Hauptschicht der Retina abhebt, zeigt sich auch sofort zwischen ihr und dieser ein hellerer, weil zellenärmerer Streifen. Diese Differenzierung der Retina ist am Augenhintergrund am weitesten fortgeschritten. Hier ist auch die Ganglienzellenschicht am dicksten. Nach der Peripherie wird sie dünner und hört zu dieser Zeit schon vor dem Äquator auf, indem ihre Zellen sich mit den Zellen der Hauptschicht vermischen, also die Ganglienzellenschicht gewissermassen in die Hauptschicht übergeht. Mitosen habe ich, so sehr ich darnach suchte, in der Ganglienzellenschicht nie gefunden; ebensowenig in den inneren Lagen der Hauptschicht, während sie an der Aussenfläche des Innenblattes noch in ausserordentlicher Menge vorhanden sind. Gleichzeitig mit dem Auftreten der Ganglienzellenschicht machen sich auch am Randschleier, wie wir die erste Entwicklungsstufe, oder, wenn man lieber will, die Vorstufe der Nervenfaserschicht im Anschluss an His genannt haben, horizontal verlaufende, ausserordentlich feine, zum Optikus-eintritt hinziehende Fasern bemerkbar. Die oberflächlichsten dieser horizontalen Fasern liegen ziemlich tief unter der Innenfläche der Retina. Wie schon wiederholt bei anderen Gelegenheiten erwähnt wurde, liess der Randschleier in den früheren Stadien der Entwicklung nur vertikale, nicht aber horizontale Fasern erkennen. Vielleicht wäre es daher richtiger, erst von dem Stadium an, in welchem diese horizontalen Fasern auftreten, von einer Nervenfaserschicht zu sprechen. Man kann also jetzt sehr deutlich nach innen von der Ganglienzellenschicht zwei in rechtem Winkel sich kreuzende Fasersysteme erkennen: Das primäre, vertikale, das in die Erscheinung tritt, sowie sich ein heller Saum an der Innenseite der Retina bemerkbar macht, ein Fasersystem,

das sicher mit der Bildung der Gliafasern in Beziehung steht, und ein zweites sekundäres, horizontales Fasersystem, das erst jetzt gleichzeitig mit der Differenzierung der Ganglienzellenschicht selbst erscheint und das aus Fasern besteht, die wohl sicher als Achsenzylinderfortsätze der Ganglienzellen, also als, genetisch gesprochen, basale Ausläufer derselben entstehen und in den Optikus eintreten.

Bei diesem Embryo von 16,5 mm grösster Länge erfüllt die Linsenfaser-masse, abgesehen von einem ganz unbedeutenden Spaltraum, schon die ganze Höhle des ursprünglichen Linsenbläschens.

Bei einem Embryo von 19,0 mm SS und 16,5 mm NS, der in Platinchlorid-Sublimat fixiert und mit Delafield'schem Hämatoxylin und Safranin gefärbt war, hat die Bildung der Ganglienzellen-, Nervenfasern- und inneren retikulären Schicht schon weitere Fortschritte gemacht. Die Ganglienzellenschicht reicht jetzt schon bis an den Äquator, ist aber hier, also in der Peripherie, noch sehr dünn; am dicksten ist sie in der Mitte des Augenhintergrundes. Unmittelbar nach innen liegt ihr die Schicht der horizontal verlaufenden Fasern auf, die von den primären Fäden in rechten Winkeln gekreuzt werden. Die horizontalen Fasern bilden eine geschlossene Schicht, die sich von der inneren Oberfläche der Retina ziemlich fern hält. Sie ist am Optikuseintritt am dicksten, dagegen am Äquator zu dieser Zeit kaum nachweisbar.

Bei einem Embryo von 28 mm grösster Länge zeigt die Retina ungefähr den Grad der Differenzierung, den sie bei dem ältesten von mir früher beschriebenen Kaninchenembryo von 20 mm grösster Länge aufwies (vergleiche die Figuren 12 und 13 der Taf. X). Die Zahl der Schichten ist zwar dieselbe wie bei der Retina der zuletzt beschriebenen Embryonen, aber ihre Differenzierung hat beträchtliche Fortschritte gemacht. Zunächst erscheint schon bei schwacher Vergrösserung die Ganglienzellenschicht nach Färbung mit Delafield'schem Hämatoxylin und Nachfärbung mit Safranin heller als die äussere, die ich als Hauptschicht bezeichnet habe. Man überzeugt sich, namentlich wenn man stärkere Vergrösserungen zu Hilfe nimmt, leicht, dass diese verschiedene Helligkeit in erster Linie von der Verschiedenheit der Zellkerne in beiden Schichten herrührt. In der Ganglienzellenschicht sind weitaus die meisten Kerne rund, kugelig, mit

einem lockeren Kernnetz und relativ wenig chromatischer Substanz; dazwischen finden sich vereinzelte, mehr langgestreckte, etwas chromatinreichere und daher dunklere Kerne. In der Hauptschicht bilden die länglichen, dunkleren, chromatinreichen Kerne die Mehrzahl, die mehr kugeligen, hellen, chromatinärmeren die Minderzahl. Aber auch die letzteren sind noch immer erheblich dunkler, d. h. sie enthalten relativ mehr chromatische Substanz als die runden Kerne der Ganglienzellschicht. Die chromatinreichen, langen, schmalen Kerne sind zuweilen pfriemenförmig nach aussen zugespitzt. Die Nervenfaserschicht zeigt wieder die zwei schon in früheren Stadien, seit dem Auftreten der Nervenfasern, unterscheidbaren Lagen: eine innere, im allgemeinen senkrecht gestreifte, und eine äussere, der Ganglienzellschicht unmittelbar aufliegende, horizontal gestreifte. Die vertikalen Streifen sind leicht durch die Lage der horizontalen Streifen, also der Nervenfasern, hindurch in die Ganglienzellschicht zu verfolgen und setzen sich wohl zweifellos von da auch noch weiter nach aussen fort. — Wie schon früher, ist auch jetzt die Nervenfaserschicht in der Umgebung des Optikuseintrittes am dicksten, während die Ganglienzellschicht die grösste Dicke in der Mitte des Augenhintergrundes zeigt; diese dickste Stelle wird ganz unmerklich nach der Peripherie zu dünner. Die innere retikuläre Schicht lässt ein dichtes Netzwerk von Fasern erkennen. Abgesehen von den durchziehenden vertikalen Fasern kann man bei der von mir angewendeten Färbung keine bestimmte Richtung des Faserverlaufes nachweisen. Die Schicht ist weder nach aussen, noch nach innen scharf begrenzt und enthält noch zahlreiche Kerne. Die äusserste Oberfläche des Innenblattes der Retina ist frei von Kernen; davon machen nur die zu dieser Zeit noch sehr zahlreichen Mitosen eine Ausnahme, die zum Teil sogar bis ganz dicht an die Oberfläche herantreten. Die Teilungsachsen stehen zumeist horizontal oder ein klein wenig schief, also im Sinne des Flächenwachstums der Retina. Der helle Aussensaum der Schicht, in welchem zumeist die Mitosen liegen, nimmt mit Safranin eine blassrote Färbung an, die nach aussen an Intensität zunimmt. Schliesslich folgt dann noch die an solchen Präparaten dunkelrot gefärbte, bei starker Vergrösserung gekörnt aussehende (von den Schlussleisten herrührend) *Limitans externa*. Dieser sitzen dann nach aussen die Reste der zu dieser Zeit noch äusserst vergäng-

lichen Stäbchen und Zapfen auf. Die Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca retinae ist schon recht scharf. Wie in der Hauptschicht der Pars optica, mit der sich in der Peripherie die Ganglienzellenschicht vereinigt, sind auch am Innenblatt der Pars caeca zwei Arten von Zellkernen zu unterscheiden: lange, sehr dunkle, in dieser Gegend fast stabförmige und ovale, sehr blasse, mit sehr zartem Kernnetz, das dunkler gefärbte Netzknoten (nukleolenartige Bildungen) aufweist.

Ein in Platinchlorid-Sublimat fixiertes, mit Delafield'schem Hämatoxylin und Safranin gefärbtes, frontal geschnittenes Auge eines Embryo von 4 cm grösster Länge (vom Scheitel zum Steiss) zeigt folgendes: Die Schichtung ist im wesentlichen noch dieselbe wie bisher, zeigt aber doch gegenüber dem früheren Embryo einige bemerkenswerte Fortschritte. Zunächst ist die innere retikuläre Schicht dadurch, dass sie viel weniger Kerne enthält als früher, nach innen und aussen von den anderen Schichten schärfer abgegrenzt. Gegen die Peripherie der Pars optica wird sie undeutlich, um schliesslich dort, wo sich die Ganglienzellenschicht mit der Hauptschicht vereinigt, zu verschwinden. Sodann ist die Ganglienzellenschicht am Augenhintergrunde, der späteren streifenförmigen Area entsprechend, also im Bereiche des schärfsten Sehens, weitaus am dicksten und nimmt von da auf dem Frontalschnitt nach oben und unten rasch ab. Umgekehrt ist die Hauptschicht dort, wo die Ganglienzellenschicht am dicksten ist, merklich dünner als weiter nach der Peripherie. Hinsichtlich der Kerne in der Ganglienzellenschicht, sowie auch in der Hauptschicht gilt im wesentlichen das früher Gesagte. Mitosen finden sich auch jetzt noch in grosser Menge. Ich habe von der Pars optica retinae folgende Dickenmaße genommen: in der Mitte der Area betrug die ganze Dicke der Retina 220, die Dicke der Hauptschicht 108 und die Dicke der Ganglienzellenschicht 60 μ . Am Äquator dagegen betrug die ganze Dicke 172, die Dicke der Hauptschicht 120 und die Dicke der Ganglienzellenschicht 18 μ . Die Ganglienzellenschicht war also in der Mitte der Area mehr als dreimal so dick als am Äquator, während die Hauptschicht am Äquator nicht unerheblich dicker war als in der Mitte der Area. Es sind dies Tatsachen, die gewiss in physiologischer Beziehung interessant sind. Die Area bildet, wovon später noch die Rede sein wird, einen horizontalen Streifen, wie beim Kaninchen.

Was die Pars caeca retinae betrifft, so nimmt an ihr die Dicke des inneren Blattes bis zum Pupillarrand rasch ab; im übrigen ist sie wesentlich so gebaut wie im vorigen Stadium. Pigment ist in ihr noch nicht zur Ausbildung gekommen. An der dem Aussenblatt oder Tapetum nigrum zugewendeten Fläche finden sich wieder Mitosen. Da mir nur Frontal-, nicht auch Äquatorialschnitte durch ein solches Auge zu Gebote stehen, wage ich nicht die Frage zu entscheiden, ob nicht vielleicht schon die ersten Spuren der Processus ciliares vorhanden sind. Zonulafasern sind zu dieser Zeit schon zweifellos gebildet; sie sehen genau so aus wie die Gliafasern des Glaskörpers in früheren Stadien und gehen, wie diese, von kegelförmigen Fortsätzen der dem Äquator der Linse zugekehrten Enden der Zellen des inneren Blattes der Pars ciliaris retinae aus. Sie sind also, wie ich wiederholt betont habe, basale Ausläufer der Epithelzellen, die das innere Blatt der Retina ursprünglich zusammensetzen. —

Die folgenden Bemerkungen, die mit der Entwicklung der Retina nichts zu tun haben, möge man damit entschuldigen, dass sie ein gewisses allgemeines Interesse besitzen und vielleicht zu weiteren Untersuchungen Veranlassung geben können. Bei dem zuletzt erwähnten Embryo von 4 cm Länge waren die Augenlider bereits über das Auge vorgewachsen und miteinander zur Verlötung gekommen. Ich besitze nun eine Serie durch die vordere Bulbushälfte eines Embryo von 3,6 cm grösster Länge, also eines nur sehr wenig jüngeren Embryo, bei dem die Lider noch nicht über das Auge vorgewachsen waren, sondern sich nur eine Strecke weit über den Rand der Cornea vorgeschoben hatten. Ähnlich verhielten sich die Lider auch an dem Auge des früher erwähnten Embryo von 28 mm grösster Länge. Bei diesen beiden Embryonen nun, deren Cornea noch nicht von den Lidern bedeckt war, war diese in der Mitte ausserordentlich dick und wölbte sich polsterartig zwischen den Lidrändern vor. Dabei war das Gewebe der Substantia propria corneae in der nicht bedeckten Mitte der Cornea ausserordentlich sukkulent und aufgelockert. Nur in der Tiefe war es dichter gefügt. Zugleich war bei dem Embryo von 3,6 cm Länge unter dem Epithel eine sehr deutliche vordere Basalmembran mit ganz bestimmter Struktur zu sehen. Diese Basalmembran war am Hornhautscheitel am dicksten und wurde nach der Peripherie dünner. Bei solchen und auch jüngeren

Embryonen ist das Corneaepithel stets sehr schön zweischichtig und lässt eine innere Schicht von kubischen und eine äussere von sehr flachen Zellen unterscheiden. Sobald sich nun die Augenlider über die Cornea vorgeschoben haben, also bei einem Embryo von 4 cm Länge, ist die polsterartige Vorwölbung, die bis dahin zu sehen war, geschwunden, das Gewebe der Cornea ist auch in der Mitte nur von mässiger Sukkulenz und zugleich, und das ist das merkwürdigste, kann man von der vorderen Basalmembran nur mehr mit Mühe etwas sehen.

Während bei Embryonen von 28 und 40 mm grösster Länge noch nichts von Augenkammern zu erkennen ist, — man müsste denn die Spalträume im Bindegewebe, die sich nach innen vom Pupillarrand in sehr beschränkter Ausdehnung finden, für Vorstufen der Augenkammern halten, — sind sie bei einem Embryo von 5,7 cm Länge schon deutlich erkennbar; dies gilt namentlich von der vorderen Kammer. Die beiden Augenkammern werden durch die Pars iridica retinae, sowie durch das dieser vorn aufliegende bindegewebige Stroma der Iris und die vom Pupillarrand auf die Vorderfläche der Linse fortgesetzte Pupillarmembran voneinander getrennt. Die beiden Kammern zeigen nicht das gleiche Verhalten. Die vordere ist schon jetzt weitaus grösser als die hintere, ist aber ausschliesslich auf die Peripherie beschränkt und stellt einen auf dem Meridionalschnitt schlitzförmigen Spalt dar, der vorn von der Hinterfläche der Cornea und hinten von dem bindegewebigen Stroma der Iris und der Pupillarmembran begrenzt wird. Dieser ringförmige Raum liegt also nur hinter der Peripherie der Hornhaut, während er zwischen dem grösseren mittleren Teil der Hornhaut und der Linse noch fehlt. Hier liegen Hornhaut und Linse noch direkt aufeinander. Die vordere, von der Hornhaut gebildete Wand der vorderen Kammer wird von dem sogenannten Hornhautendothel überkleidet, das sich durch die lockere Beschaffenheit des chromatischen Netzes seiner Kerne von den dunkel gefärbten, ungemein flachen Kernen der Hornhautkörperchen sehr wohl unterscheidet. Die hintere Wand der vorderen Augenkammer wird vom Irisstroma und der davon ausgehenden Pupillarmembran gebildet, die beide an der der Augenkammer zugewendeten Seite gleichfalls von einer Art Endothel überkleidet sind. Dass es sich dabei nicht um wirklich reine Epithelien handelt, sondern um „Bindegewebs-

epithelien“, wie ich sie in meinem Vortrag „über die Prinzipien der Histologie“ genannt habe, brauche ich kaum zu sagen. Die hintere Kammer ist viel weniger geräumig und wird hinten von der vorderen Linsenkapsel und dem ihr aufliegenden Gefässnetz begrenzt. Beide Kammern sind am Präparate mit Gerinnsel gefüllt, das in der vorderen Kammer viel feiner ist als in der hinteren.

Aber nicht bloss durch die Bildung der Augenkammern zeichnet sich das Auge eines 5,7 cm langen Embryo vor den jüngeren, bisher betrachteten aus, sondern auch durch die Bildung der Ciliarfortsätze. Diese springen schon gegen den Äquator der Linse etwas vor und sind von den beiden Lamellen der Pars ciliaris retinae überzogen. Wenn auch beide Lamellen aus sehr hohem Zylinderepithel bestehen, von denen das äussere pigmentiert ist, so sind doch die Zellen des inneren Epithels auch jetzt noch sehr viel höher als die des äusseren. Das Innenblatt der Pars iridica retinae ist vom Pupillarrand an eine Strecke weit schon pigmentiert; die Pigmentierung nimmt vom Pupillarrand an nach aussen rasch ab. Die Pigmentkörnchen liegen durchwegs an der, der äusseren Lamelle zugewendeten, also genetisch freien Seite. In den Zellen des äusseren Blattes der ganzen Pars caeca sind jetzt auch an der genetisch basalen Seite Pigmentkörnchen in ziemlicher Menge vorhanden.

Höchst eigentümlich ist — und das muss mit Nachdruck betont werden — dass zu dieser Zeit auch von der basalen Seite der sicher schon zum Irisepithel zu rechnenden Zellen Zonulafasern ausgehen, um sich an dem perientikulären Faserfilz, der die Gefässe an der Linsenkapsel festhält, anzusetzen.

Bei einem 6,5 cm langen Embryo war wesentlich das gleiche zu sehen. Da ich von diesem wie auch vom vorigen Embryo nur die vorderen zwei Drittel des Auges geschnitten habe (ich hatte die Serien seinerzeit zu meiner Monographie über die Linse angefertigt), kann ich leider nichts über den Augenhintergrund, also auch nichts über die Area centralis mitteilen. Soviel aber darf ich sagen, dass sich zu dieser Zeit von der Hauptschicht bereits die äussere Körnerschicht als etwas Besonderes abzuheben beginnt; damit zugleich machen sich auch die allerersten, freilich noch kaum merkbaren Spuren einer äusseren retikulären Schicht bemerkbar.

Die übrigen Schichten zeigen dasselbe Bild wie früher. Auch die Pars caeca hat keine bemerkenswerten Fortschritte gemacht. Auffallend ist, wie kurz zu dieser Zeit noch die Iris ist, d. h. wie wenig weit sie über die vordere Linsenfläche hinüberreicht. Äquatorialschnitte lassen die Ciliarfortsätze gut sehen und bestätigen im übrigen das Gesagte.

Bei einem Embryo von 7 cm Länge haben sich die Ciliarfortsätze dort, wo sie am höchsten sind, durch quere Brücken miteinander verbunden, so dass sie hier Buchten umschliessen. Das Innenblatt der Pars ciliaris retinae, das wie früher ein hohes Zylinderepithel darstellt, ist auch jetzt noch ganz frei von Pigment. Ähnlich wie bei diesem Embryo verhält sich die Pars caeca retinae auch bei einem Embryo von 8 cm Länge. Von einem Embryo von 10 cm Länge habe ich ausser der Linse nur noch die Cornea, die Iris und das Corpus ciliare, nicht aber die Pars optica retinae untersucht. Ich hebe hervor, dass das bindegewebige Stroma der Iris an Dicke jetzt schon ungefähr um das Doppelte die epitheliale, von der Pars iridica beigestellte Grundlage der Iris übertrifft. Wie früher, geht auch jetzt vom Bindegewebe die sehr zarte Pupillarmembran aus.

V. Mensch. Was ich über die Entwicklung der Retina des Menschen zu bringen habe, ist nicht viel, aber es reicht aus, um zu zeigen, dass in den Punkten, auf die es mir in dieser Arbeit besonders ankommt, zwischen dem Menschen und den anderen bisher betrachteten Säugetieren in Beziehung auf die Entwicklung der Retina volle Übereinstimmung herrscht. Diese Punkte sind vor allem die bilaterale Symmetrie der Retina, mit anderen Worten, ihre Teilung in einen nasalen und temporalen Lappen, zweitens die Randkerbenbildung und drittens die Art der ersten Differenzierung der Schichten. Ich beginne mit der Beschreibung des Auges des auf Taf. VII, Fig. 6—10 meines wiederholt erwähnten Tafelwerkes über die Entwicklung des Gesichtes in fünf verschiedenen Ansichten abgebildeten Embryo. Er war einer der schönsten jungen menschlichen Embryonen meiner Sammlung; trotzdem aber war er nicht mehr so gut erhalten, als ich gern gewünscht hätte. Er war zwar, wie ich schon seinerzeit bei der Beschreibung desselben gesagt habe, als er in meine Hand kam, noch durchscheinend und also anscheinend ganz frisch, aber das genaue Studium der Serie lehrte doch, dass er bereits einige

Zeit, vielleicht ein paar Stunden abgestorben gewesen sein musste. Ich schliesse dies daraus, dass die Mitosen, die man sonst bei Säugetierembryonen dieser Entwicklungsstadien in allen Organen, namentlich aber im Zentralnervensystem in grösster Menge findet, fast vollständig geschwunden waren. Nur ab und zu waren noch spärliche, unscheinbare Reste davon vorhanden. Es lag dies sicher nicht an der Fixierung, an der nichts auszusetzen war, sondern zweifellos daran, dass der Embryo, so frisch er auch aussah, doch schon abgestorben war. Trotzdem aber gab er noch ganz gute Bilder, wie man aus einem Vergleich der Schnittserie mit denen anderer Säugetierembryonen ohne weiteres feststellen kann. Hochstetter hat einmal mit Recht hervorgehoben, dass zu den Organen, die sich zu allererst postmortal zu verändern pflegen, die Augen gehören, indem das innere Blatt des Augenbechers sich in Falten zu legen beginne. Bei dem vorliegenden Embryo war von einer derartigen postmortalen Veränderung des Augenbechers nicht das Geringste zu sehen, und ich würde auch kaum auf den Gedanken gekommen sein, dass er nicht mehr ganz lebensfrisch war, wenn mich nicht der Mangel an Mitosen darauf aufmerksam gemacht hätte. Ich glaubte das vorausschicken zu müssen, um zugleich meine Bemerkung in der erwähnten Arbeit, der Embryo sei „noch ganz frisch und durchscheinend“ gewesen, als er in meine Hand kam, zu mildern; gewiss war der Embryo noch durchscheinend, aber er war nur anscheinend frisch, während die genaue Untersuchung der Serie lehrte, dass er schon abgestorben war.

Aus dieser Serie hat schon Seefelder auf Taf. VII seines Atlas mehrere Schnitte abbilden lassen. Nichtsdestoweniger habe ich gemeint, noch drei Zeichnungen davon geben zu müssen, ja, eines der schon im Atlas abgebildeten Präparate noch einmal zeichnen zu sollen. Der Embryo mass im konservierten Zustande in der Nackensteisslinie (NS) 8,5 mm. Sein Kopf wurde sagittal geschnitten, das Auge also äquatorial getroffen. Über dem Auge war das Ektoderm ein wenig eingesunken, wie das auch, nach dem Atlas Seefelders zu schliessen, bei dem im Besitz Robert Meyers in Berlin befindlichen Embryo der Fall war, dessen Alter und Entwicklungsstufe genau dieselbe gewesen sein dürfte. Seefelder gibt die Länge dieses Embryo auf 8,5 mm an.

Ich beginne mit der Beschreibung des linken Auges (der

Embryo war von links nach rechts geschnitten, die Schnittdicke betrug $10\ \mu$), gehe aber dann alsbald zu der des rechten, von dem die Zeichnungen genommen sind, über. Der erste Schnitt, der das linke Auge trifft, zeigt ausser dem Anschnitt der Linse den Anschnitt eines Teiles des Augenbecherrandes, und zwar den dorsalen, den oberen nasalen und eine eben erkennbare Spur des unteren nasalen Randlappens; demnach waren auch die beiden nasalen Randkerben des Becherrandes zu sehen. — Auf dem nächsten Schnitt waren dorsaler und nasaler oberer Randlappen miteinander verbunden, aber die Stelle der Randkerbe noch deutlich. Oberer und unterer nasaler Randlappen hatten sich aneinander gelegt, die Randkerbe zwischen ihnen war aber noch gut erhalten. Von den anderen Randlappen war nur eine Spur des unteren temporalen zu sehen. Diese war auf dem nächsten Schnitt viel deutlicher. Der folgende Schnitt zeigte diesen unteren temporalen Lappen dorsalwärts in den oberen temporalen fortgesetzt, aber an der Übergangsstelle dieser beiden kaum etwas, was mit Sicherheit als untere temporale Randkerbe hätte in Anspruch genommen werden können. Auch der nächste Schnitt zeigt von einer solchen nichts. Dagegen zeigt er im dorsalen Randlappen eine Höhle und ausserdem in den beiden nasalen Lappen einen schmalen Spaltraum. — Die nunmehr folgenden Schnitte zeigen den Becherrand schon in ganzer Ausdehnung. Ich brauche kaum zu erwähnen, dass an allen die fötale Augenspalte deutlich sichtbar ist.

Ich will nun, da es von Wichtigkeit ist, die Randkerben, die uns auch sonst noch in vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Beziehung beschäftigen werden, genauer kennen zu lernen, auch die Schnitte durch das rechte Auge beschreiben, zumal die Bilder Seefelders dem rechten Auge entnommen sind und auch ich drei Schnitte durch dieses abgebildet habe. Der erste Schnitt durch die Augengegend — von der Körperoberfläche an gerechnet — zeigt wieder die grubige Vertiefung des Ektoderms, von der schon die Rede war; der zweite den Anschnitt der äusseren Wand des Linsenbläschens; der dritte schon etwas vom Lumen desselben, ferner aber auch den oberen Randlappen und, eben bemerklich, einen dünnen Anschnitt des unteren temporalen. Den vierten Schnitt hat Seefelder auf Taf. VII, Fig. 4 abbilden lassen.¹⁾

¹⁾ Einen Schnitt, ähnlich dem der Fig. 3 bei Seefelder, kann ich weder unter den Schnitten durch das rechte, noch durch das linke

Im Lumen des Linsenbläschens gewahrt man an dem abgebildeten Schnitte ein paar Zellreste. Um das Bläschen herum liegen die Anschnitte der Randlappen des Augenbechers und zwischen ihnen die Randkerben. Vor allem gewahrt man die breite, die Mitte der ventralen Wand einnehmende fötale Augenspalte, ferner die beiden dorsalen und die vordere ventrale Randkerbe. Eine hintere ventrale Randkerbe ist also auch an den Schnitten durch dieses Auge nicht zu sehen. Den fünften Schnitt durchs rechte Auge hat Seefelders auf Taf. VII, Fig. 5 abbilden lassen. Ich selbst habe davon ein Bild auf Taf. XII, Fig. 1 gegeben. Der Zeichner Seefelders hat, abgesehen von anderen Ungenauigkeiten, zu wenig Zellen, beziehungsweise zu wenig Zellkerne und diese zu gross gezeichnet. Seefelders selbst möchte ich das nicht allzusehr zur Last legen. Wer die Zeichnungen zu seinen Arbeiten nicht selbst anfertigt, ist vor Ungenauigkeiten nie sicher; das weiss ich aus eigener Erfahrung und dieselbe Erfahrung hat gewiss schon mancher gemacht, der sich einem Zeichner anvertraut hat. Selbst bei der genauesten Kontrolle können noch Fehler mit unterlaufen. Gewisse Zeichnungen erfordern übrigens auch die Beachtung von allerhand Kautelen, die die wenigsten Beobachter und vor allem auch die wenigsten Zeichner kennen. Will man, um nur ein einziges Beispiel anzuführen, in eine Figur, die bei relativ schwacher Vergrösserung gezeichnet ist, die Zellkerne in einigermaßen richtiger Grösse eintragen, so muss man diese zuerst bei sehr starker, genau bestimmter Vergrösserung mit dem Zeichenapparat entwerfen und dann die Grösse aufs richtige Maß reduzieren. So habe ich z. B. in meinem Entwurf der Figuren 1, 2 und 3 der Taf. XII, die bei 150facher Vergrösserung gezeichnet sind, die Zellkerne bei 600facher Vergrösserung gezeichnet und dann auf Viertelgrösse reduziert. Es ist ganz unmöglich (wenigstens bin ich dazu nicht imstande), in anderer Weise bei schwacher Vergrösserung die richtige Grösse kleiner und kleinster Objekte zu treffen. Nebenbei bemerkt, beträgt die Vergrösserung der Zeichnungen bei Seefelders nicht 100:1, sondern etwa 130 oder 140:1, wie man daraus ersehen kann, dass meine Zeichnungen 1, 2 und 3, Taf. XII bei 150facher Vergrösserung angefertigt sind. Das Gesagte ist

Auge finden, es müsste denn sein, dass der Zeichner ein mit Blutkörperchen vollgepfropft Gefäss für den Anschnitt des oberen temporalen Lappens gehalten hat.

nicht ganz unwichtig und gleichgültig, denn, wenn die Zeichnungen Seefelders in Beziehung auf Zellenzahl und Zellengrösse richtig wären, müsste der Mensch grössere und weniger zahlreiche Zellen in seiner Retina haben als ein Kaninchen von korrespondierendem Alter, während doch das gerade Gegenteil der Fall ist. Es ist in physiologischer Beziehung von grossem Interesse, dass das Auge des Menschen schon in einem so frühen Stadium der Entwicklung sehr viel zellenreicher ist als das eines Kaninchens derselben Entwicklungsstufe.

Was nun den abgebildeten Schnitt (Fig. 1, Taf. XII) betrifft, so sind an ihm ausser der breiten fötalen Augenspalte, in welcher ein weites mit Blutkörperchen gefülltes Gefäss liegt, noch sehr deutlich drei Randkerben zu sehen: die zwei dorsalen und die vordere ventrale; von einer hinteren ventralen ist nichts zu sehen. Der dorsale Lappen enthält eine Höhle, genau so wie beim Schaf oder Schwein (vergleiche die Figuren 2 und 13 der Taf. XI); eine kleinere Höhle findet sich auch im vorderen ventralen Lappen. Die beiden hinteren Lappen gehen ineinander über. — Die Linse enthält hier schon eine ziemlich grosse Höhle. An ihrer Aussenfläche finden sich die bekannten, in feine Fäden auslaufenden Linsenkegel, denen v. Lenhossék so grosse Bedeutung für die Bildung des Glaskörpers zugeschrieben hat. Im Glaskörperraum, wo in der Zeichnung des erwähnten Atlas ein dichtes, grobes Fasergewirr zu sehen ist, kann ich nur sehr feine Fäserchen sehen, die zum Teil vom Innenblatt der Retina, zum Teil von der Aussenfläche der Linse kommen. Im Text des Atlas heisst es: „Ausser der ventral gelegenen grossen Becherspalte kann man manchmal an beliebigen anderen Stellen (nur hier durchschossen) des Becherrandes eine Einkerbung beobachten (Rabl, v. Szily, Wolfrum, Seefelder).“ Als Seefelder dies schrieb, wusste ich allerdings noch nicht, dass die Randkerben an Zahl und Lage konstante Erscheinungen sind. — Auf den nächsten Schnitten schwinden die Randkerben allmählich; einen dieser Schnitte hat Seefelder in Fig. 6 abbilden lassen. Auch die Höhle in der Mitte der dorsalen Wand der Augenblase, die auf dieser Figur zu sehen ist, schwindet bald bis auf einen ganz engen unbedeutenden Spaltraum. Überaus schön ist auf den folgenden Schnitten der Faserfilz im Glaskörperraum zu sehen; sehr oft kann man von den Kegeln der Retina feine

Fäden auslaufen und sich direkt mit den Kegeln der Linse verbinden sehen.

Der nächste auf Taf. XII, Fig. 2 abgebildete Schnitt ist der 13., der etwas vom Auge zeigt, zugleich der 10. nach einwärts von dem Schnitt der Fig. 1. Er zeigt von der Linse nur mehr eine eben noch merkbare Spur der medialen Wand. Die letzten Schnitte, die noch etwas vom Lumen der Linse zeigen und diesem vorangehen, lassen am Boden des Linsenbläschens einen Zellhaufen erkennen, während sonst, wie auch auf dem Schnitt der Fig. 1, nur ganz vereinzelt, zerstreute Zellen oder Zellreste zu sehen sind. Der Schnitt der Fig. 2 bietet in mehrfacher Beziehung Interesse: vor allem wegen der ausserordentlichen Breite des Randschleiers, der mehr als die Hälfte der Dicke des Innenblattes der Augenblase einnimmt. Der Randschleier zeigt die schon erwähnte senkrechte Streifung, aber noch keine horizontalen, parallel zur Oberfläche der Retina verlaufenden Fasern. Er stellt also nach der früher gegebenen Schilderung noch eine Vorstufe, oder, wenn man lieber will, das erste, der eigentlichen Faserbildung vorausgehende Stadium der Entwicklung der Nervenfaserschicht der Retina dar. Eine zweite Eigentümlichkeit, die uns an diesem Schnitt auffällt und die uns an die beim Hund zu einer bestimmten Zeit beobachteten Verhältnisse erinnert (vgl. Taf. XI, Fig. 8), besteht darin, dass das Innenblatt der Augenblase gewissermassen mittels eines Stieles dem Aussenblatt aufsitzt oder dass, mit anderen Worten, der Umschlagsrand der beiden Blätter sehr stark in die Länge gezogen ist. Merkwürdigerweise aber ist weder an diesem noch an einem der vorhergehenden Schnitte etwas von einer Lappung des Innenblattes der Augenblase wahrzunehmen, und doch entspricht der Embryo in Beziehung auf den Grad seiner Differenzierung ungefähr dem Stad. IX des Kaninchens, also dem Stadium, dem die Schnitte der Figuren 7 und 8, Taf. X entnommen sind. Erst noch viel weiter nach innen, und zwar nur an einigen wenigen Schnitten, die die Hinterwand des Innenblattes treffen, ist eine sichere Andeutung einer Lappung zu erkennen. — Der dritte aus dieser Serie auf Taf. XII, Fig. 3 abgebildete Schnitt bietet ein sehr merkwürdiges Bild. Vom Innenblatt der Augenblase ist nur mehr ein Anschnitt seiner kernhaltigen Hauptschicht zu sehen; um diesen Rest des Innenblattes herum, durch einen weiten Abstand davon

getrennt, sieht man das Aussenblatt und an diesem ventral den peripherischen Teil des Optikus, schon nach seiner Verbindung mit dem Auge. Beide Abschnitte des Schnittes, der dorsale, der dem dünnen Aussenblatt der Augenblase angehört, und der ventrale, dickwandige, der sich, wie die Verfolgung der Serie zeigt, nach aussen ins Innenblatt der Augenblase fortsetzt, sind durch eine ins Lumen einspringende niedrige Falte voneinander getrennt, welche zwei Schnitte weiter nach innen zu einer die beiden Höhlen voneinander trennenden Brücke wird und schliesslich noch weiter nach dem Gehirn zu in die dorsale Wand des hier auf dem Querschnitt kreisrunden Optikus wird. Weder an dem abgebildeten Schnitte, noch weiter nach innen zu, ist etwas von einer fötalen Augenspalte zu sehen; diese reicht also zu dieser Zeit nicht über den Bulbus hinaus. Dagegen springt der Boden des Optikus auf dem abgebildeten und den zwei vorhergehenden Schnitten in Form zweier eben erkennbarer Lappen oder Wülste ins Lumen vor.

Die beiden Embryonen, deren Augen ich nunmehr kurz beschreiben will, maßen in der Nackensteisslinie (NS) nach Fixierung in Platinchlorid-Sublimat 11,3 mm. Es waren Zwillinge, die ich im Oktober 1894 von Kollegen Piering in Prag erhielt. Ich habe schon in meiner Arbeit über Gesichtsentwicklung über die beiden Embryonen berichtet und den einen von ihnen auf Taf. VIII, Fig. 1—4 in vier verschiedenen Ansichten abgebildet. Die Embryonen stimmen am besten mit dem Embryo 14 der Hisschen Normentafeln überein, der auf Taf. XII, Fig. 6 der „Anatomie menschlicher Embryonen“ bei 12facher Vergrösserung noch ein zweites Mal abgebildet ist. Nach dieser Zeichnung berechnet sich die Nackensteisslinie des Hisschen Embryo auf 11 mm. Das Alter der Pieringschen Zwillinge habe ich nach den sehr wertvollen, von mir seinerzeit mitgeteilten anamnestic Daten auf 30—31 Tage berechnet. Leider war, wie die Untersuchung der beiden Serien lehrte, der eine der Embryonen als er in meine Hände kam, nicht mehr frisch; er zeigte schon deutliche Kennzeichen von Mazeration. Immerhin war er noch soweit erhalten, dass ich die Serie aufbewahren zu müssen glaubte. Seefelders hat nach ihr die Taf. XII seines Atlas zeichnen lassen. Man braucht nicht viel Erfahrung zu haben, um den Figuren anzusehen, dass der Embryo nicht mehr frisch war.

Zu histogenetischen Untersuchungen war er daher ganz ungeeignet. Trotzdem hat die Serie und haben auch die Zeichnungen doch insofern einen, wenn auch geringen, Wert, als sie, wenn man einmal die Lappung der Retina und die Faltenbildungen im vertikalen Meridian des Auges von anderen Säugetieren her kennt, sofort erkennen lassen, dass auch bei menschlichen Embryonen des angegebenen Alters die gleichen Erscheinungen zu beobachten sind. Die Figuren lassen die dorsale und die ventrale Falte der Retina sicher erkennen: die dorsale ist die primäre, tritt, wie uns die übrigen bisher untersuchten Säugetiere gelehrt haben, zuerst auf und teilt die Retina von oben her in zwei Lappen, die ventrale ist die sekundäre und bildet sich erst mit und nach dem Verschluss der fötalen Augenspalte. In der Tat ist, wie auch die Fig. 3 der Taf. XII des Seefelderschen Atlas zeigt, die Augenspalte schon zum Teil geschlossen. Der Verschluss beginnt an den letzten Äquatorialschnitten, die noch die Linse treffen. Die Spalte bleibt dann bis zum Augenhintergrund geschlossen und öffnet sich erst wieder am Optikus. An den Schnitten, die das Auge nahe an dem Augenhintergrund treffen, aber noch das Innenblatt der Augenblase zeigen, trägt dieses die Teilung in zwei Lappen ganz deutlich zur Schau. Solche Schnitte hat Seefelder nicht mehr abbilden lassen. — Viel wichtiger aber, weil noch frisch, war der zweite der Zwillinge. Den Kopf habe ich in Schnitte zerlegt, die so geführt sind, dass sie parallel einer Ebene lagen, die vorn die Stirnwölbung, hinten die dem Isthmus rhombencephali entsprechende Einsenkung trafen. Dadurch wurde das Auge in Horizontalschnitte zerlegt. Seefelder hat nach dieser Serie die Taf. XIII seines Atlas zeichnen lassen. Die Figuren 2 und 3 lassen die bilaterale Symmetrie, die Lappung der Retina und die zwei Buchten des Glaskörperaumes mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit erkennen. Ich bemerke zu diesen Figuren, dass die nach links unten gerichtete Seite der Fig. 2 die nasale, die nach rechts oben gekehrte die temporale ist. In Fig. 3 ist die nach links oben gerichtete Wand die nasale, die nach rechts unten gekehrte die temporale. Es ist dies zum Verständnis, namentlich des letzteren Schnittes, nicht ganz unwichtig. Die primäre oder dorsale Falte der Retina, die diese in zwei Lappen und den Glaskörper in zwei Buchten teilt, ist an den beiden Augen der Seefelderschen Fig. 2 ausser-

ordentlich klar zu sehen. Sie ist nicht sehr hoch, lange nicht so hoch wie etwa beim Kaninchen. Kennt man sie aber einmal von da her, so wird man sie auch am menschlichen Embryo leicht finden. Auch die ventrale, mit dem Verschluss der Augenspalte verknüpfte Falte ist auf den betreffenden Schnitten, also Schnitten, die weiter ventralwärts durchs Auge geführt sind, gut zu sehen. An der Fig. 3 (bei Seefelders), die einen Horizontalschnitt durch das Lumen des Augenblasenstiels zeigt, ist von der Lappung selbstverständlich nichts zu sehen, da die beiden Falten, die dorsale und die ventrale, nur bis zur oberen, beziehungsweise unteren Wand des Augenblasenstiels reichen, an einem Schnitt aber, der das Lumen des Stieles trifft, selbstverständlich nicht mehr zu sehen sein können. Der Schnitt der Fig. 3 ist noch deshalb interessant, weil er, temporalwärts vom Eintritt des Optikus, in der Mitte des Augenhintergrundes, den Beginn der Bildung einer Ganglienzellen- und einer inneren retikulären Schicht erkennen lässt. Wie bei den Amphibien — ich habe dies schon im Jahre 1898 sehr ausführlich vom Axolotl beschrieben — beginnt also auch beim Menschen die Differenzierung der Retina in der Mitte des Augenhintergrundes, d. h. an der Stelle des schärfsten Sehens. Wir können darin wieder, wie in so vielen anderen Erscheinungen, ein Beispiel prospektiver Entwicklung — C. E. v. Baer würde gesagt haben von „Zielstrebigkeit“ — erblicken.

Ich möchte diese Gelegenheit benutzen, um einen Irrtum richtig zu stellen, der sich in meine Arbeit über Gesichtsentwicklung eingeschlichen hat. Die Berichtigung kann zugleich dazu dienen, andere vor ähnlichen, sehr nahe liegenden Irrtümern zu bewahren. Ich hatte damals als letzten menschlichen Embryo einen mir im Jahre 1895 von Prof. von Weltrubsky geschenkten Embryo abgebildet, in der Meinung, er sei noch durchaus lebensfrisch gewesen. Ich hatte ihn, da er nur sehr wenig weiterentwickelt zu sein schien als die beiden Pieringschen Zwillinge, nicht in eine Serie zerlegt. Dies ist erst kürzlich geschehen aus Anlass der vorliegenden Arbeit, und dabei hat sich zu meinem Erstaunen herausgestellt, dass der Embryo schon recht stark mazeriert war. Nicht bloss die beiden Augen, sondern auch das Gehirn zeigte eine Unmenge von Falten, und wenn auch im Auge die primäre Falte der Retina besonders scharf hervortrat, so konnten die Schnitte selbstverständlich doch nicht weiter verwertet

werden. Damals hatte ich notiert, dass der Embryo, als er in meine Hand kam, „noch ziemlich durchscheinend“ war. Daraus und aus dem ganzen sonstigen Aussehen glaubte ich schliessen zu dürfen, dass er frisch war. Nun hatte mir, wie aus meiner damaligen Schilderung deutlich zu entnehmen ist, in diesem Fall die Altersbestimmung des Embryo sehr grosse Schwierigkeiten gemacht, aus denen ich mich durch allerhand mehr oder weniger gewagte Annahmen herauszufinden suchte, was mir freilich, wie ich selbst und jedermann merken musste, nur schlecht gelang. Nachdem ich nun aber jetzt den Embryo in eine Serie zerlegt habe, ist die Ursache dieser Schwierigkeiten sofort klar; der Embryo war eben bereits in Verwesung als ich ihn konservierte. Seit jener Zeit, also seit mehr als 20 Jahren, ist es mir übrigens wiederholt aufgefallen, dass menschliche Embryonen, die nicht mehr ganz frisch sind, die oberen Extremitäten sinken lassen. Und nun vergleiche man einmal die Embryonen 1 und 5 meiner letzten Embryonentafel. So ähnlich sie im übrigen einander sehen, so sind sie doch in Beziehung auf die Haltung der oberen Extremitäten auffallend voneinander verschieden: der frische Embryo (Fig. 1) hält sie horizontal, parallel der Querebene des Körpers, der faule lässt sie nach unten sinken. Man hat also auch hierin wieder ein Erkennungsmittel des Erhaltungsgrades junger menschlicher Embryonen. —

Ich habe nun vor langer Zeit aus der Klinik Zweifel zwei prächtige Embryonen aus dem zweiten Schwangerschaftsmonat bekommen, die mir bei der vorliegenden Arbeit vorzügliche Dienste geleistet haben. Beide waren, wie auch die Schnittserien lehrten, ausgezeichnet erhalten und namentlich der eine von ihnen, dessen Augen ich genauer beschreiben werde, zeigte noch tadellos erhaltene Mitosen. Ich will den einen der beiden Embryonen mit Z, den anderen mit F bezeichnen. Der Embryo Z hatte eine Scheitelsteisslänge (SS) von 14,0 und eine Nackensteisslänge (NS) von 13,5 mm; die Länge des Kopfes betrug 10,0 mm. Der Embryo F zeigte folgende Maße: SS = 18,0 mm, NS = 15,0 mm und Kopflänge 11,0 mm. Die Augen waren bei beiden ziemlich gleichweit entwickelt, jedenfalls bestand kein irgendwie in Betracht kommender Unterschied, so dass ich mich auf die Beschreibung des einen der beiden Embryonen beschränken darf. Der Embryo (Z) zeigte noch Spuren von den früher erwähnten Randkerben.

Die fötale Augenspalte war höchstens noch auf zwei Schnitten offen; sie schloss sich also fast sofort, nachdem die Ränder der Augenblase aneinander getreten waren. Sofort traten dann auch die beiden Falten der Retina auf; beide Falten zogen wieder über den vertikalen Meridian nach hinten bis in die Nähe des Optikuseintrittes. Ein Schnitt, der eben noch die Linse im medialen Anschnitt traf, gab das in Fig. 4, Taf. XII wiedergegebene Bild. Mit n und t sind die nasale und temporale Seite des Auges bezeichnet. Der Schnitt ist nicht ganz genau parallel der Äquatorialebene geführt; trotz vieler Mühe wollte es mir nicht gelingen, das Auge vollkommen genau zu orientieren. — Zunächst fällt uns wieder die eigentümliche Form des Äquatorialschnittes auf. In noch höherem Grade als beim Kaninchen, Schaf, Hund und Schwein ist beim Menschen der Bulbus von oben nach unten zusammengedrückt. An dem abgebildeten Schnitt beträgt der horizontale Durchmesser ungefähr um ein Drittel mehr als der vertikale. Dabei ist wie bei den genannten Tieren der Äquatorschnitt mehr oder weniger viereckig. Es sind dies Eigentümlichkeiten, die ganz gewiss zum grössten Teil mit der Lappung der Retina und der damit verbundenen Lappung des Glaskörpers verbunden sind. Das äussere Blatt der Augenblase ist zu dieser Zeit ein der Hauptsache nach zweireihiges, aber einschichtiges kubisches Epithel, dessen runde Kerne grösstenteils in der basalen, nach aussen gerichteten Hälfte des Epithels sitzen, während die freie Seite von den übrigens nicht sehr zahlreichen und auch nicht sehr dunkel gefärbten Pigmentkörnchen eingenommen wird. Solche finden sich jetzt schon, aber nur in verhältnismässig geringer Zahl, auch an der basalen Seite. Das innere Blatt ist sehr dick und ausserordentlich zellenreich. Von den beiden Falten, die gegen die Linse und an den folgenden Schnitten in den Glaskörper vorspringen, ist die ventrale, die später entsteht und deren Bildung, wie wir gesehen haben, mit dem Verschluss der fötalen Augenspalte zusammenhängt, die grössere, die dorsale, die wir, da sie selbständig und früher auftritt, als primäre bezeichnet haben, die kleinere. Die dreieckigen Höhlen zwischen den Falten und dem Tapetum nigrum lassen sich bis zum Augenhintergrund verfolgen, wo sie konfluieren. Das Innenblatt der Augenblase lässt auf Äquatorialschnitten, wie dem abgebildeten, nur zwei Schichten, eine äussere, an Zellkernen überaus reiche

und eine innere, wie früher, senkrecht gestreifte unterscheiden. Während jene auf dem Schnitt der Fig. 2 dünner war als diese, ist jetzt das umgekehrte der Fall; die Zellen haben sich also absolut und relativ (d. h. im Verhältnis zur Dicke der Wand) vermehrt. Horizontal, d. h. parallel mit der inneren Oberfläche der Retina verlaufende Fasern sind, wenigstens auf solchen Schnitten, nicht zu sehen. Während aber im Äquator bulbi zu dieser Zeit noch keine Ganglien- und innere retikuläre Schicht zu sehen sind, treten beide gegen den Augenhintergrund zu alsbald auf den Schnitten in die Erscheinung, ja, es sind beide schon von recht ansehnlicher Dicke. Der Glaskörper enthält ausser den Gefässen — den Ästen der Arteria hyaloidea — ziemlich zahlreiche Bindegewebszellen mit verästelten Fortsätzen und ein ausserordentlich zartes Netzwerk feinsten Fasern, über deren Anordnung und Verlauf ich an diesen Schnitten nicht ins Klare kommen konnte. Ausser diesem Fasernetz finden sich auch noch kleine, runde, stark lichtbrechende, mit Boraxkarmin sich leicht rosa tingierende Körner, die stets in den Fasern, nie zwischen ihnen oder in den von ihnen umschlossenen Maschenräumen gelegen sind. Was diese Körner zu bedeuten haben, dürfte schwer zu sagen sein. Wie Gerinnungsprodukte sehen sie nicht aus. — An den Schnitten durch den Augenhintergrund, an denen noch, wie gesagt, die Ganglienzellenschicht und innere Körnerschicht zu sehen sind, ist die Lappung der Retina ungemein deutlich.

Der Optikus zeigt in einiger Entfernung vom Bulbus das sehr typische in Fig. 5 wiedergegebene Querschnittsbild. Seine beiden Lamellen sind hier nahezu gleich dick und stehen an den einander zugewendeten Seiten durch Interzellularbrücken miteinander in Verbindung. Die Rinne an seiner Unterseite stellt zu dieser Zeit einen langgezogenen, über viele Schnitte sich erstreckenden Schlitz dar, der überall von Bindegewebe erfüllt ist und sich an der ventralen und zugleich etwas medialen Seite öffnet. Eine die Arteria hyaloidea begleitende Vene ist auch hier nicht vorhanden. In der Retina selbst gibt es noch keine Gefässe.

Zum Schluss will ich noch ein paar Worte über das Auge eines 31 mm langen Embryo sagen. Ich will mich dabei auf die Punkte beschränken, die für uns in erster Linie in Betracht kommen. Ich beginne gleich mit der Beschreibung des auf Taf. XII, Fig. 6 abgebildeten Äquatorialschnittes. Das erste, was uns

an diesem Schnitt, der den Bulbus schon medial von der Linse trifft, auffällt, ist seine eigentümliche Form. Die Falten der Retina haben sich vollkommen ausgeglichen, die Retina ist ganz glatt geworden, aber der Bulbus weicht in seiner Form noch sehr von der definitiven Form ab. Er ist so stark in vertikaler Richtung zusammengedrückt, dass der Äquatorialschnitt keinen Kreis, sondern eine sehr lange Ellipse mit horizontal gestellter langer Achse darstellt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Form durchaus normal und für dieses Stadium charakteristisch ist. Der in Zenkerscher Flüssigkeit fixierte Embryo zeigte nicht die geringste Spur einer Schrumpfung oder einer Veränderung durch Druck oder dergleichen. Er war auch noch vollkommen frisch, wie die tadellose Erhaltung der zahlreichen Mitosen beweist. Ich verweise übrigens auch darauf, dass auf einer diesem Stadium ungefähr entsprechenden Entwicklungsstufe des Kaninchens der Äquatorialschnitt durch den Bulbus ebenso elliptisch ist, wie der des Menschen (vergl. Fig. 12, Taf. X). Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich die Form des Äquatorialschnittes, die der Bulbus jetzt zeigt, mit der, die er früher (vergleiche Fig. 4, Taf. XII) zeigte, in Zusammenhang bringe. Früher stellte er ein langgestrecktes, horizontal gestelltes Viereck mit abgerundeten Ecken dar, jetzt eine Ellipse mit horizontal gestellter langer Achse. Die Zeichnung ist so orientiert, dass die nasale Seite des Bulbus nach rechts, die temporale nach links sieht. Bei rs, ri und rm sind die Querschnitte des Rectus superior, inferior und medialis eingetragen. Der Rectus lateralis ist gerade an seiner Insertion getroffen, konnte aber bei der schwachen Vergrößerung nicht eingetragen werden (Vergrößerung = 46). Am Präparat ist ausserdem unterhalb des Rectus inferior der etwas schräg geschnittene Obliquus inferior zu sehen. Auch der Querschnitt durch den Obliquus superior ist schon in seiner definitiven Lage aufzufinden und endlich auch der Levator palpebrae superioris. Von einer Wiedergabe aller dieser Muskeln habe ich aber, da das Bild sehr viel grösser hätte werden müssen, abgesehen. Das, was uns besonders interessiert, ist das Querschnittsbild der Retina. Vor allem sind ihre Dicke und ihr ganz ausserordentlicher Zellenreichtum auffallend. Die Schichtenbildung hat sehr interessante Fortschritte gemacht. Die relative Dicke der aus dem Randschleier hervorgegangenen Nervenfaserschicht hat ausserordentlich abgenommen.

Während bei dem Embryo von 14 mm Scheitelsteisslänge an der temporalen Seite des auf Taf. XII, Fig. 4 abgebildeten Schnittes, wo die Retina voll getroffen ist, voller als an der nasalen, das Verhältnis der Dicke des Randschleiers zur Dicke der ganzen Retina (ohne Pigmentschicht) $20:84 \mu$ beträgt, der Randschleier oder die Vorstufe der Nervenfaserschicht also nur etwa den vierten Teil der ganzen Dicke der Retina einnimmt, beträgt dieses Verhältnis bei dem 31 mm langen Embryo an der auf dem Schnitt der Fig. 6, Taf. XII voll getroffenen nasalen Seite $20:148 \mu$, mit anderen Worten, die Nervenfaserschicht bildet kaum den siebenten Teil der ganzen Dicke der Retina. Wenn auch diese Zahlen auf absolute Genauigkeit keinen Anspruch erheben können, so sind doch die unvermeidlichen Fehler der Messung sicher nur sehr gering und ohne grosse Bedeutung und ändern nichts an der Hauptsache. In der Nervenfaserschicht sieht man jetzt auch schon eine ungeheure Menge von feinen Nervenfasern, die natürlich je nach der Gegend des Schnittes einen verschiedenen Verlauf zeigen. An dem abgebildeten Schnitt ist in der Mitte der nasalen Seite die übergrosse Mehrzahl der Fasern quer getroffen, die Fasern erscheinen daher als feine Punkte, als welche sie auch in der Fig. 8, Taf. XII zu sehen sind. An anderen Stellen, so vor allem in der dorsalen und ventralen Wand der temporalen Hälfte, verlaufen sie schief und zwar an der dorsalen Seite schief von rechts unten nach links oben und an der ventralen schief von rechts oben nach links unten. Verfolgt man die Serie nach dem Augenhintergrund zu, so kommt man schliesslich zum Eintritt des Optikus, der ganz an die nasale Seite der betreffenden Schnitte gerückt erscheint und von wo aus die Fasern zum Teil direkt nach aussen, also nach der Stelle der späteren Macula lutea, zum grösseren Teil aber nach aussen und oben sowie nach aussen und unten ziehen. Der Faserverlauf ist also jetzt, was eigentlich selbstverständlich ist, schon genau derselbe wie im voll entwickelten Auge.

An den nun folgenden Schichten der Retina (der Ganglienzellen-, inneren retikulären und Hauptschicht) fällt schon bei der Untersuchung mit ganz schwachen Vergrösserungen auf, dass die Zellkerne beziehungsweise die Zellen, denen sie angehören, eine ganz bestimmte Richtung einhalten. Sie bilden Reihen, die senkrecht von der inneren zur äusseren

Oberfläche der Retina ziehen, also senkrecht gegen die Fläche orientiert sind, die ursprünglich an den Sehventrikel grenzte. An dem abgebildeten Schnitt (Fig. 6) hat sich das Innenblatt der Retina, die Retina im engeren Sinne des Wortes, vom Aussenblatt, dem Tapetum nigrum, abgehoben, und so ist zwischen beiden ein Spaltraum entstanden, der dem ursprünglichen Hohlraum des Sehventrikels, wie er z. B. auf dem Schnitt der Fig. 2, Taf. XII zu sehen ist, entspricht. Ich habe schon vor langer Zeit, vor mindestens 20 Jahren, auf einem Neurologenkongress in Prag eine grosse Zahl von Präparaten des Zentralnervensystems der Amphibien und Säugetiere demonstriert, welche zeigten, dass ganz allgemein während der Zeit der lebhaftesten Zellvermehrung die Neuroblasten und wohl auch die Spongioblasten eine ganz bestimmte Stellung oder Richtung in der Wand des Zentralnervensystems einhalten. Die Zellen bilden Reihen, die senkrecht gegen den betreffenden Ventrikel, beziehungsweise gegen den Zentralkanal des Rückenmarks gestellt sind. Jede Reihe bildet gewissermassen eine Zellfamilie; die ältesten Glieder der Familie liegen am tiefsten, der inneren Oberfläche der Wand des Zentralnervensystems am weitesten abgekehrt, die jüngsten liegen am weitesten nach innen, dicht unter der Ventrikelfläche. Hier findet auch die Zellvermehrung statt. Von je zwei aus einer Teilung hervorgehenden Tochterzellen rückt die eine weiter nach aussen, die andere bleibt dicht unter der Ventrikelfläche liegen und wächst wieder zu einer Mutterzelle heran. Diese Art der Verschiebung der neugebildeten Zellen führt natürlich zu einem Dickenwachstum. Andererseits erfolgen aber auch selbstverständlich Teilungen im Sinne des Flächenwachstums, also Teilungen mit parallel zur Ventrikelfläche gestellter Achse. Oft sieht man die Ventrikelfläche des Gehirns eines Embryo mit Mitosen geradezu überschwemmt. Sicher hat dabei jede einzelne dieser unzähligen Mitosen ihre ganz bestimmte Bedeutung und bei jeder Mitose ist die Stellung der Teilungsachse von allem Anfang an bestimmt; die eine dient dem Flächenwachstum, die andere dem Dickenwachstum und alles ist gesetzmässig festgelegt. Eine Zelle teilt sich nicht, wann es ihr beliebt und auch nicht, so oft es ihr beliebt, sondern Zeit und Zahl der Teilungen sind genau geregelt; wären sie es nicht, so müsste Missbildung auf Missbildung folgen.

Alles dies gehört in das grosse, ungemein wichtige und höchst interessante Kapitel des allgemeinen Gerichtetseins der zelligen Elemente des Organismus und ihrer Derivate, ein Thema, über das ich demnächst eine kurze Abhandlung zu veröffentlichen gedenke, um in ihr zugleich einigen Angriffen aus älterer und neuerer Zeit entgegenzutreten.

Zu solchen senkrecht zur inneren und äusseren Oberfläche gestellten Reihen sind nun auch, wie gesagt, die Zellen der Ganglienzellen- und der Hauptschicht angeordnet. In der Ganglienzellenschicht sind die Kerne zu mehrreihigen Streifen geordnet, die durch eben merkbare, hellere, d. h. an Zellkernen ärmere Zwischenräume undeutlich voneinander geschieden sind. In der Hauptschicht dagegen stehen die Kerne viel dichter und die Reihenordnung kommt fast nur darin zum Ausdruck, dass nahezu sämtliche Kerne mit ihrer Längsachse, die die Querachse bedeutend übertrifft, senkrecht gestellt sind. Die Ganglienzellenschicht ist gegen die innere retikuläre Schicht zu dieser Zeit noch in keiner Weise scharf abgesetzt. Diese enthält überall reichlich Kerne, aber trotzdem macht sie sich, und zwar vor allem bei schwacher Vergrösserung, als hellerer Streifen sofort bemerkbar. Die Kerne der Ganglienzellenschicht sind rundlich (Fig. 8, Taf. XII), und wenn sie auch keineswegs durchaus die gleiche Grösse besitzen, so macht sich der Grössenunterschied doch erst bemerkbar, wenn man die Aufmerksamkeit direkt darauf richtet. Sie sind verhältnismässig blass, d. h. chromatinarm, das Kernnetz zart und die nukleolenartigen Anschwellungen desselben nicht von besonderer Grösse. Zwischen den runden Kernen kommen nur einige wenige langgestreckte, senkrechtstehende zur Beobachtung. Zwischen den Kernen bemerkt man feine, fast durchwegs senkrecht verlaufende Fäden. Die Hauptschicht lässt an der Aussentfläche (a) einen helleren Saum frei. Die an diesen anstossenden Kerne sind etwas dichter angeordnet und häufig auch mehr in die Länge gestreckt, so dass sich hier die Bildung einer neuen Schicht, der äusseren Körnerschicht, einzuleiten beginnt. Irgend eine scharfe Grenze gegenüber den mehr im Inneren der Hauptschicht gelegenen Zellen oder Zellkernen aber ist nicht vorhanden. Während nun die Kerne, die unmittelbar oder in geringer Entfernung von dem hellen Saum liegen, nach aussen zu abgerundet sind, erscheinen die tiefer liegenden, also die der inneren retikulären

Schicht genäherten, die sich später zu den Kernen der inneren Körnerschicht entwickeln, sehr häufig nach aussen etwas zugespitzt und der dünne, sie umschliessende Zelleib ist nicht selten in einen senkrecht nach aussen verlaufenden Fortsatz zu verfolgen. Die Hauptschicht, in der die Kerne viel dichter stehen als in der Ganglienzellenschicht, wird nach aussen durch eine sehr deutliche, mit Körnchen versehene *Limitans externa* abgeschlossen, der stellenweise längliche, gekrümmte oder unregelmässig gebogene, flockige Gebilde aufsitzen, die wohl Reste der zu dieser Zeit noch sehr hinfalligen Stäbchen und Zapfen sein dürften.

Das *Tapetum nigrum* zeichnet sich jetzt schon durch grossen Pigmentreichtum aus. Die Pigmentkörner bilden eine geschlossene Schicht, die ziemlich genau die innere Hälfte der Dicke des Epithels einnimmt, also in der genetisch freien Seite der Zellen liegt; die äussere Hälfte wird von den runden Zellkernen eingenommen. Zwischen ihnen, vor allem auch an der basalen Seite der Zellen, finden sich nur einzelne zerstreute Pigmentkörner; wenn aber solche Körner auch in geringer Zahl an der basalen Seite der Zellen angetroffen werden, so sind sie doch sicher nicht hier entstanden. Weitaus die Hauptmasse findet sich an der freien Seite.

Der Glaskörper enthält vor allem zahlreiche Fasern, die in den verschiedensten Richtungen getroffen erscheinen; ausserdem enthält er ein sehr dichtes und zartes Retikulum mit zahlreichen feinsten auf- und eingelagerten Körnchen, von denen man, ebenso wie vom Retikulum selbst, schwer sagen kann, wieviel davon vorgebildete, feste Struktur, wieviel Gerinnungsprodukt ist. Die Gerüstbalken des Netzes sind fast stets gegen die Gefässe zentriert; vor allem gilt dies von den Netzbalken in der Nähe der grösseren Gefässäste, die einen ganz entschiedenen Einfluss auf die Anordnung der Netzbalken haben. Am Optikuseintritt ist sicher nur ein Gefäss, die *Arteria hyaloidea*, vorhanden, keine Vene; und ebenso wie früher ist auch jetzt die Netzhaut selbst noch ganz und gar gefässlos. Es scheint, dass sich die *Vena centralis retinae* erst entwickelt, wenn von der *Arteria hyaloidea* Äste in die *Retina* hineinwachsen und diese dadurch zur *Arteria centralis retinae* wird, während sich die Äste der *Arteria hyaloidea* zurückbilden. Indessen stehen mir über die Bildung der Gefässe der *Retina* selbst keine Erfahrungen zu Gebote. —

Ich habe endlich noch auf Taf. XII, Fig. 7 einen Querschnitt durch den Optikus dieses Embryo abgebildet. Ein paar Worte werden genügen, um das Bild zu erläutern. Der Optikus ist von einer derben Hülle umgeben, die eine Trennung in die bekannten späteren „Scheiden“ noch nicht erkennen lässt. An einzelnen Stellen der Hülle sieht man platte Gefässlumina. Der abgebildete Schnitt trifft gerade den Bindegewebszug, der die Arteria hyaloidea, den Vorläufer der Arteria centralis retinae, auf ihrem Verlauf ins Innere des Optikus begleitet. Dieser Bindegewebszug hat ganz wie beim Erwachsenen eine etwas schiefe Lage, indem er nicht genau senkrecht von unten nach oben zieht, sondern so, dass sein unteres Ende ein wenig nasalwärts abgelenkt ist. Der Bindegewebszug erreicht die Mitte des Optikus nicht.

Auf dem abgebildeten Schnitt ist der Optikus kreisrund. Diese Form ändert sich erst unmittelbar vor dem Eintritt in den Bulbus. Der Querschnitt wird nämlich zuletzt elliptisch mit senkrecht gestellter langer Achse. In dieser letzten Strecke liegt die Arterie rein nasal von der Achse des Nervis, nicht zugleich nach der ventralen Seite verschoben. Andererseits nimmt auch die Querschnittsfigur des Nervis von der Eintrittsstelle der Arterie, also von dem abgebildeten Schnitt an nach hinten gegen das Chiasma eine andere Form an. Sie wird gleichfalls elliptisch, wobei aber zugleich die Ellipse schief gestellt ist. Merkwürdigerweise nimmt dabei die Dicke des Optikus von vorn nach hinten recht beträchtlich ab. Beim Eintritt der Arterie, also an dem abgebildeten Schnitt, beträgt sowohl der vertikale, als der horizontale Durchmesser ungefähr $360\ \mu$, 15 Schnitte weiter nach innen gegen das Chiasma (Schnittdicke $15\ \mu$) beträgt der längere Durchmesser der Ellipse $330\ \mu$, der kürzere aber nur $277\ \mu$. Kurz vor dem Eintritt in den Bulbus endlich, also an seinem Vorderende, beträgt der vertikale Durchmesser der Ellipse 435 , der horizontale $375\ \mu$. Der Optikus wird also, wie gesagt, entschieden nach hinten dünner. Nun ist zu bedenken, dass das Wachstum seiner Fasern von der Ganglienzellenschicht der Retina nach hinten zum Gehirn gerichtet ist, und man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass der Nerv vorn weiter entwickelt ist als hinten; möglicherweise sind die Nervenfasern vorn etwas dicker als hinten, woraus sich die Abnahme der Grösse des Querschnittes ungezwungen erklären

würde. (Unmittelbar vor dem Eintritt in den Bulbus enthält der Optikus zwar etwas mehr Gliazellen als weiter hinten, aber der Unterschied ist nicht so bedeutend, dass sich daraus die Abnahme der Grösse des Querschnittes erklären liesse.)

Die Nervenfasern sind zu Bündeln von sehr verschiedener Querschnittsgrösse vereinigt, ohne dass sich eine bestimmte Art der Verteilung dieser Bündel feststellen liesse. Nur ganz im allgemeinen kann man vielleicht sagen, dass sich an der Oberfläche auffallend viele dünne, dagegen neben dem Bindegewebszug, der die Arterie in den Nerv hineinbegleitet, auffallend dicke Bündel finden. Dies gilt zunächst für den abgebildeten Schnitt, auf anderen Schnitten ist die Verteilung eine etwas andere. Die Bündel geben zu dieser Zeit auf dem Querschnitt genau dasselbe Bild, wie die Bündel anderer Nerven. In den Räumen zwischen den Bündeln finden sich zahlreiche Zellen mit verzweigten Fortsätzen. Ich halte sie alle für Gliazellen und glaube, dass echtes, mesodermales Bindegewebe erst mit der Ausbildung von Gefässen in die Retina und den Optikus hineingelangt. Die Gliazellen treten bis unmittelbar an die Wand der Arterie heran, um sich mit ihr zu verbinden. Gegen diese Gliazellen, die sich zu einer *Limitans gliae* verbinden, besitzt das die Arterie begleitende echte Bindegewebe eine sehr scharfe Grenze. — Wenn man mit einem solchen embryonalen Optikus den Optikus eines Erwachsenen vergleicht, so erkennt man sofort, dass auch hier das echte, mesodermale, Bindegewebe die Gefässe begleitet. Dieses Bindegewebe fasst stets eine grössere Zahl von embryonalen Bündeln, wie wir sie auf dem Bilde (Fig. 7) sehen, samt den zwischen ihnen gelegenen Gliazellen zu Bündeln von grösserem Querschnitt zusammen. Man kann die embryonalen Bündel, die durch Glia voneinander getrennt sind, als primäre Optikusbündel und die späteren grösseren, die aus einer grösseren Zahl solcher embryonaler oder primärer Bündel bestehen und von echtem mesodermalem Bindegewebe umschlossen werden, als sekundäre Optikusbündel bezeichnen. —

Welche Bedeutung mögen nun die mitgeteilten Tatsachen, vor allem die Bildung der Randkerben und die Teilung der Retina in einen nasalen und temporalen Lappen haben? Wie mögen sie zu erklären sein? Eine Reihe minder auffallender, hier mitgeteilter und bisher unbekannter Tatsachen ist ohne

weiteres verständlich, oder bietet doch wenigstens dem Verständnis keine grossen Schwierigkeiten. Hierher gehört vor allem die Tatsache, dass der Querschnitt des Optikus oder des Stieles der Augenblase nach dem Auftreten der Fasern, aber noch vor der Ausbildung der Markscheiden, in der Nähe des Bulbus grösser ist, als in der Nähe des Gehirns. Wir wissen, dass die Optikusfasern von den Zellen der Ganglienzellschicht der Retina auswachsen und dass sie von ihrer Ursprungsstätte an nach der Peripherie an Dicke abnehmen; in derselben Richtung muss also auch der ganze Optikus an Dicke abnehmen.

Auch die Tatsache, dass ursprünglich nur ein einziges Gefäss, die Arteria hyaloidea, im Optikus eingeschlossen ist, während dieser doch, wie jedermann weiss, beim Erwachsenen stets ausser einer Arterie auch eine Vene umschliesst, sowie die weitere, damit einhergehende Tatsache, dass der junge, embryonale Optikus ausser dem spärlichen, die Arteria hyaloidea begleitenden Bindegewebe, das sich streng an die Arterie hält und über die Mitte des Querschnittes nicht hinausgreift, kein Bindegewebe mesodermaler Abkunft enthält und dass seine Nervenfaserbündel nur durch Glia miteinander verbunden, beziehungsweise voneinander getrennt werden, wird einigermassen verständlich, wenn wir bedenken, dass in diesen frühen Stadien der Entwicklung die Retina noch ganz ohne Gefässe ist. Diese bilden sich zweifellos aus der Arteria hyaloidea in sie hinein, die kleinen Arterien gehen in Kapillaren und die Kapillaren in Venen über, die sich schliesslich zur Vena centralis verbinden, die nun in Begleitung der aus der Arteria hyaloidea entstandenen Arteria centralis retinae nach rückwärts läuft. Mit den Gefässen wächst aber auch Bindegewebe mesodermaler Abkunft in die Retina hinein und ebenso gelangt auch Bindegewebe in den Optikus. Dieses Gewebe fasst eine grössere, oder geringere Zahl primärer, nur durch Glia verbundener Nervenfaserbündel zu Komplexen höherer Ordnung, zu sekundären Bündeln, wie ich sie genannt habe, zusammen. Während der embryonale marklose Optikus noch kein mesodermales Gewebe und im Zusammenhange damit keine Blutgefässe führt, sind solche im entwickelten Nerv in grosser Menge enthalten. Der Nerv wird also vaskularisiert gleichzeitig mit der Vaskularisation der Retina.

Andere Erscheinungen hat man schon vor längerer Zeit

erklären zu können vermeint; man denke nur an die sehr wohlfeile, aber als geistreich gerühmte Theorie Boveris über die phylogenetische Entwicklung des Wirbeltierauges, die durch die Einstülpung der primären Augenblase in ihrer kausalen Bedeutung völlig klargestellt sein sollte. — Ebenso leicht hat man es sich mit der fötalen Augenspalte machen zu dürfen geglaubt. Man hatte gefunden, dass die Arteria hyaloidea, die Vorläuferin der Arteria centralis retinae, mit etwas Bindegewebe in die Spalte und durch sie in den Glaskörperraum eindringt; und nun war man sofort mit dem Schlusse fertig, dass der ganze Glaskörper aus diesem Bindegewebe den Ursprung nehme. Nichts war selbstverständlicher, als dass dem „Bildungsgewebe“ des Glaskörpers der Weg zu seinem Bestimmungsort offen stehen müsse, und diesen Weg glaubte man denn in der fötalen Augenspalte gefunden zu haben. So war denn, um eine alte, einst sehr beliebte, von Zöllner in seiner „Natur der Kometen“ geprägte Phrase zu gebrauchen, das „Kausalitätsbedürfnis der menschlichen Vernunft“ in der einfachsten Weise befriedigt. — Später fand man, dass bei den Vögeln der Fächer, bei den Fischen der Processus falciformis (die Leiste nach H. Virchow) diese Pforte benutzen, um in den Glaskörperraum einzutreten, und so hatte man denn allen Grund, mit der Erklärung, die man sich ausgedacht hatte, zufrieden zu sein. Als man dann aber vor etwa 14 Jahren fand, dass der Glaskörper nicht aus jenem Bindegewebe den Ursprung nimmt, sondern dass er der Hauptsache nach aus der Augenblase selbst entsteht, hätte man sich doch wohl die Frage vorlegen sollen, ob nicht eine viel kleinere Öffnung für den Eintritt der Arteria hyaloidea, die doch anfangs nur zur Ernährung der Linse dient, auch genügend wäre. Warum musste denn die ganze ventrale Seite des Augenbeckers und noch ein Teil des Optikus sozusagen aufgeschlitzt werden, wenn der Nutzen der Einrichtung nur darin zu suchen ist, ein so unbedeutendes Gefäß eintreten zu lassen? Konnte nicht vielleicht die ganze, denn doch sehr merkwürdige Bildung mit der bisher immer übersehenen bilateralen oder nasotemporalen Symmetrie des Auges im Zusammenhang stehen? Wir werden auf diese Fragen noch am Schlusse unserer Betrachtungen zurückkommen. Zunächst wollen wir noch die Frage zu beantworten suchen, ob und unter welchem Bild auch bei anderen Wirbeltieren eine bilaterale Symmetrie in der Anlage der Retina zu erkennen ist, wie bei den Säugetieren.

Bemerkungen über die Entwicklung der Retina der Sauropsiden, Amphibien und Fische.

A. Vögel. Es ist mir schon seit mehr als 25 Jahren bekannt, dass am Auge von Hühnerembryonen eines gewissen Alters gegenüber der fötalen Augenspalte im vertikalen Meridian ein senkrechter, am konservierten Material heller Streifen zu sehen ist. Ich habe auf Taf. XIII, Fig. 10 und 11 zwei solche Embryonen abgebildet. Die Zeichnungen stammen noch aus meiner Prager Zeit; ich habe sie vor etwa 14 Jahren, zusammen mit zahlreichen anderen, die ich noch aufbewahre und die bestimmt waren, in ein zweites Heft meines Tafelwerkes über die Entwicklung des Gesichtes aufgenommen zu werden, angefertigt. Der Embryo der Fig. 10 war 3 Tage 22 Stunden, der der Fig. 11 war 4 Tage 6 Stunden alt. Beide Embryonen zeigen den erwähnten Streifen mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit.

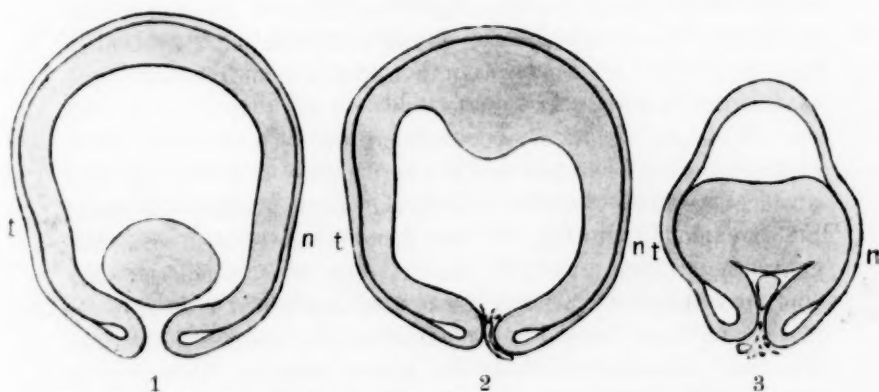
Ich will indessen, bevor ich näher darauf eingehe, noch ein paar Worte über das Gesicht junger Hühnerembryonen überhaupt sagen, wobei ich mich aber lediglich auf das Auge und die Kiemengegend beschränke. Zu diesem Exkurs bestimmt mich der Umstand, dass die bisher vorliegenden Abbildungen und Beschreibungen von Hühnerembryonen recht viel zu wünschen übrig lassen. Der bekannte Atlas der Embryologie von Duval ist ganz ungenügend, und auch die Darstellung in den Normentafeln von Keibel und Abraham reicht weder textlich noch bildlich aus. Ich erwähne zunächst, dass schon bei Hühnerembryonen von 13 und 15 Urwirbeln wenigstens insofern andeutungsweise eine bilaterale Symmetrie der primären Augenblasen ausgesprochen ist, als dieselben von vorn nach hinten zusammengedrückt sind, also eine nasale und temporale Wand unterscheiden lassen, die dorsal und ventral im Bogen ineinander übergehen: der naso-temporale Durchmesser ist also kürzer als der dorso-ventrale, ganz wie dies auch für Säugetiere korrespondierenden Alters gilt. Diese Verkürzung des horizontalen Durchmessers ist bei Embryonen mit 15 Urwirbeln grösser als bei solchen mit 13. Bekanntlich stehen Hühnerembryonen dieser Entwicklungsstufe am Ende des zweiten oder Anfang des dritten Tages. Die gleiche Verkürzung des horizontalen Durchmessers der primären Augenblase kann man übrigens auch bei Entenembryonen konstatieren. Bei Embryonen von 8

und 9 Urwirbeln ist die Augenblase von oben betrachtet ungefähr kugelig, bei einem Embryo von 10 Urwirbeln beginnt sich schon eine Verkürzung des horizontalen Durchmessers bemerkbar zu machen und bei Embryonen von 11, 12, 13 und 14 Urwirbeln tritt diese ebenso deutlich hervor wie bei den erwähnten Hühnerembryonen. — Viel schärfer aber ist die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Auges bei Embryonen aus der zweiten Hälfte des dritten Tages ausgeprägt. An einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 2 Tagen 16 Stunden, bei dem natürlich schon längst eine sekundäre Augenblase vorhanden ist und das Linsenbläschen nur mehr mit ganz enger, ovaler, senkrecht gestellter Öffnung nach aussen mündet, ist die Augenblase stark von vorn nach hinten zusammengedrückt, so dass sich der horizontale Durchmesser zum vertikalen wie 23:32 verhält. Zieht man von der fötalen Augenspalte eine Linie senkrecht nach oben, so teilt man den Augenbecher in zwei symmetrische Hälften. Die Symmetrie wird noch dadurch erhöht, dass der Glaskörperraum eine leichte nasale und temporale Ausbuchtung besitzt, dass in der oberen Wand des Augenbeckers eine Höhle auftritt, etwa ähnlich wie bei einem Schweineembryo korrespondierenden Alters, dass auch vorn und hinten in den Umschlagsrändern des Beckers Höhlen erscheinen, dass vom Augenhintergrund in der Mitte ein flacher Wulst vorspringt und dass endlich auf den Schnitten, die das Augenbläschen gerade in der Mitte treffen, also sein Lumen in der grössten Ausdehnung zeigen, der Augenbecher ganz deutlich eine dorsale, nasale und temporale Wand unterscheiden lässt; die drei Wände gehen in ungefähr rechten, abgerundeten Winkeln ineinander über. Dabei sind ausserdem vordere und hintere Wand noch deutlich in zwei Abschnitte geteilt, so dass man an der Wand der Augenblase dieselben Abschnitte unterscheiden kann wie etwa bei einem Schaf oder Schwein. Zwischen die ventralen, gegeneinander gebogenen Hälften der vorderen und hinteren Wand schneidet die fötale Augenspalte ein.

Bei ein wenig älteren Embryonen kann man schon bei der Untersuchung in toto die Symmetrie ohne weiteres erkennen. So liegen mir drei Ansichten eines Hühnerembryo von 2 Tagen 21 Stunden vor, von denen die Seitenansicht nicht bloss die Kompression des Auges in der Richtung von vorn nach hinten, sondern vor allem auch die Lappung des Becherrandes sehr deutlich

erkennen lässt. Man bemerkt deutlich eine vordere und hintere dorsale Randkerbe, genau in derselben Lage, wie etwa bei einem Schafembryo. Und wenn nun auch eigentliche ventrale Kerben nicht vorhanden sind, so weist doch der flache Bogen, den vorderer und hinterer Rand beschreiben, auf solche Kerben hin.

Am deutlichsten aber, so klar, dass sich selbst der Ungläubigste überzeugen muss, ist die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Auges wohl bei Embryonen vom Ende des vierten, oder Anfang des fünften Tages, also zur Zeit, wo schon äusserlich die Symmetrie durch einen hellen vertikalen Streifen gegenüber der fötalen Augenspalte angezeigt ist (Fig. 10 und 11 der Taf. XIII). Natürlich liegt der Gedanke nahe, dass der helle Streifen in einem Pigmentmangel des äusseren Blattes der Augenblase seine Ursache haben möge. Nun kann ich aber auf Schnitten von einer pigmentfreien Stelle in der Mitte der dorsalen Wand nichts finden. Nichtsdestoweniger halte ich diese Erklärung für wahrscheinlich. Wenn auf einem Schnitte eine oder zwei Zellen des äusseren Blattes der Augenblase nicht pigmentiert sind, so fällt dies nicht ohne weiteres auf, ja, es kann selbst, wie mir scheint, bei speziell darauf gerichteter Aufmerksamkeit schwer festzustellen sein. Jedenfalls ist der Gegenstand noch einer weiteren Untersuchung bedürftig. Dass aber an der Symmetrie des ganzen Auges nicht zu zweifeln ist, zeigen die untenstehenden Skizzen (Textfiguren 1—3) von drei Äquatorialschnitten



Textfig. 1—3. Äquatorialschnitte durch das Auge eines Hühnerembryo mit ca. 40 Urvirbeln. 80× vergrössert. n nasal, t temporal.

durch ein Auge eines Hühnerembryo mit ca. 40 Urwirbeln. Embryonen dieser Entwicklungsstufe stehen ungefähr am Ende des vierten Tages, sind also beiläufig so alt wie der in Fig. 10 abgebildete Embryo. Freilich ist bei solchen Altersangaben immer zu bedenken, dass der Ausbildungsgrad gleichalter Embryonen ein sehr verschiedener sein kann. Daher halte ich im allgemeinen Angaben nach der Zahl der Urwirbel für zweckmässiger als solche nach der Bebrütungsdauer. — Die erste der drei Skizzen (A) zeigt einen Schnitt, der ungefähr durch die Mitte des Auges geht. Die Linse ist noch eben getroffen. Der Augenbecher ist deutlich bilateral-symmetrisch; eine Ebene, welche senkrecht von der fötalen Augenspalte zur Mitte der dorsalen Wand zieht, teilt ihn in eine nasale (n) und temporale (t) Hälfte. — Ebenso ist auch auf der nächsten Skizze (B) die Symmetrie deutlich zu erkennen. Der Schnitt trifft das Auge schon näher dem Hintergrund und zeigt einen von der dorsalen Wand in den Glaskörperaum vorspringenden Wulst des inneren Blattes der Augenblase; der Wulst erinnert an die Falte, die wir bei allen untersuchten Säugetieren kennen gelernt haben. Durch die fötale Augenspalte dringt hier ein Gefäss ein, das wohl sicher später zur Arterie des Fächers wird. — Die dritte Skizze (C) zeigt einen Schnitt ganz weit innen. Hier springt in der Tat die dorsale Wand deutlich in Form einer sehr flachen Falte nach unten vor. — Der hier nur mehr sehr enge Glaskörperaum wird fast ganz von einer Arterie eingenommen. Ausser den beiden engen Räumen in den Umschlagsrändern der Augenblase ist noch ein sehr grosser Raum in der dorsalen Wand derselben enthalten. Alle diese Eigentümlichkeiten tragen dazu bei, die Symmetrie des Auges deutlich hervortreten zu lassen.

Was nun die Kiemenbogenregion, die fast an allen bisher vorliegenden Abbildungen von Hühnerembryonen sehr mangelhaft wiedergegeben ist, betrifft, so bemerke ich folgendes: Bei einem Embryo von 2 Tagen 21 Stunden, demselben, von dem ich schon gesprochen habe, übertrifft bereits der zweite Kiemenbogen oder Hyoidbogen alle anderen an Grösse; auch lässt er bereits die Andeutung einer Teilung in einen dorsalen und ventralen Abschnitt erkennen. Das dorsale Ende der ersten äusseren Kiemenfurche ist deutlich vertieft. Die zweite Kiemenfurche trifft in ihrer dorsalen Verlängerung eben noch die hintere Wand des Gehör-

bläschens. Der dritte Kiemenbogen ist nach hinten gut begrenzt, der vierte dagegen noch nicht; von einem fünften ist noch keine Spur zu sehen. Bei zwei Embryonen von 3 Tagen 6 Stunden, von denen mir je drei Ansichten vorliegen, sind fünf Kiemenbogen in guter Begrenzung sichtbar. Wie früher, ist auch jetzt der zweite der grösste, sein Operkularfortsatz (Dursy), der bei der Entwicklung des Halses eine wichtige Rolle spielt, tritt deutlich hervor. Der dritte Kiemenbogen ist sehr viel kleiner als der zweite, aber ebenso viel grösser als der vierte, der tiefer liegt und keine weitere Gliederung aufweist. Der vierte Kiemenbogen ist kaum halb so breit als der dritte und zugleich recht unansehnlich. Der fünfte ist weitaus der kleinste, kaum halb so breit als der vierte, weshalb es begreiflich ist, dass er so lange übersehen werden konnte. Bekanntlich hat ihn Kastschenko entdeckt. Weder bei Duval noch bei Keibel findet sich aber eine Abbildung, die diesen Kiemenbogen zeigt. Dorsal vom dritten, vierten und fünften Kiemenbogen findet sich auch beim Huhn die von His beschriebene Retrobranchialleiste, die genau so wie bei den Säugetieren dorsal hinter der Kiemenbogenregion ventralwärts umbiegt und zur Herzwölbung zieht. Wie ich schon in meinem Vortrag „über die Entwicklung des Halses“ (1886) gesagt habe, hat die Retrobranchialleiste mit der Extremitätenleiste, die man fälschlich als Wolffsche Leiste zu bezeichnen pflegt, gar nichts zu tun: denkt man sich die Extremitätenleiste proximalwärts verlängert, so würde sie nicht die Retrobranchialleiste treffen, sondern dorsalwärts von ihr zu liegen kommen. Die Angabe von His, dass die erstere eine Fortsetzung der letzteren sei, ist also unrichtig, wie ich schon vor langer Zeit bemerkt habe. — Der nächste Embryo, von dem ich gleichfalls drei Bilder besitze, war 3 Tage 8 Stunden alt. Obwohl er ein wenig älter war als die beiden vorigen, schien er doch etwas weniger weit entwickelt gewesen zu sein; jedenfalls war an ihm nichts von einem fünften Kiemenbogen zu sehen. Dieser ist übrigens nur eine ganz vorübergehende Erscheinung. Er rückt sehr bald in die Tiefe und verschwindet. Dies ist schon bei einem Embryo von 3 Tagen 16 Stunden der Fall.

Dann kommen die zwei Embryonen, die ich in Seitenansicht auf Taf. XIII abgebildet habe; daran sind die Kiemenbogen gut zu sehen. Vor allem sieht man, wie der dritte Kiemenbogen vom mächtigen zweiten überwachsen und in die Tiefe gedrängt

wird. Auch von diesen Embryonen besitze ich noch je zwei andere Ansichten, muss es mir aber, wenigstens für dieses Mal, versagen, sie reproduzieren zu lassen. Bekanntlich wächst später der zweite Kiemenbogen auch über den vierten hinweg, wie er denn überhaupt einen sehr wesentlichen Anteil an der Bildung der oberflächlichen ventralen Gebilde des Halses nimmt.

Ausser an Hühnerembryonen habe ich auch an Entenembryonen die bilaterale Symmetrie des Auges untersucht. Von Sagittalschnittserien, die hier besonders in Frage kommen, besitze ich solche von Embryonen von 4, 5 und 6 Tagen. Die drei Embryonen von 5 Tagen waren sehr verschieden weit entwickelt. Bei den zwei weiter entwickelten von ihnen war ohne weiteres die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei Hühnerembryonen zu erkennen. Hierbei fiel mir aber noch eine andere Eigentümlichkeit auf. Das äussere Blatt der Augenblase war an der nasalen und temporalen Wand mindestens doppelt so dick als in der Mitte der dorsalen. Die Pigmentierung hatte bereits begonnen, war aber noch nicht sehr kräftig. Und nun machte ich an diesen beiden Embryonen eine Beobachtung, die mit allen bisherigen Angaben über Pigmentbildung im Vogelaug im Widerspruch steht. Ich hatte schon vor langer Zeit (1889 in meinem Berliner Vortrag „über die Prinzipien der Histologie“) hervorgehoben, dass das Pigment in einem Epithel stets nur an der freien Seite der Zellen zur Ausbildung komme; später, wenn die Pigmentkörnchen sich häufen, können sie allerdings an der Seite des Kerns nach der Basis verschoben werden; die eigentliche Bildungsstätte oder gewissermassen die Fabrik des Pigments sei aber stets an der freien Seite der Zelle zu suchen. Diese Angabe trifft, wie ich schon damals hervorhob, auch für das Pigmentepithel der Retina vollkommen zu, und wir haben gesehen, wie streng sich die Pigmentbildung der Säugetiere an dieses Gesetz hält. Nun wurde aber diese Angabe bestritten; es wurde gesagt, sie gelte zwar für die meisten Säugetiere, aber nicht für die Vögel. Ich muss gestehen, dass ich anfangs selbst in Zweifel geriet; ich hatte ältere Vogelembryonen (Hühner und Enten) untersucht und glaubte bestätigen zu müssen, dass hier das erste Pigment an der basalen Seite der Zellen erscheine. Nun stellte sich später heraus, dass ich in denselben Irrtum verfallen war, wie meine Kritiker: ich hatte zu alte Embryonen untersucht. Untersucht man Entenembryonen

von 5 Tagen, so kann man unmöglich darüber im Zweifel bleiben, dass auch hier, genau so wie bei den Säugetieren und bei allen anderen Wirbeltieren, das Pigment an der freien Seite der Zellen entsteht. Die Zellen des Pigmentepithels werden aber bei den Vögeln bald sehr niedrig und dann rückt das alte Pigment nach der basalen Seite und nur die neu entstehenden Körnchen bleiben, wenigstens zunächst, an der freien Seite liegen, um dann der Mehrzahl nach gleichfalls nach der basalen zu rücken. Die Bildungsstätte des Pigmentes ist also auch hier, genau so wie bei den Säugetieren, die freie, nicht die basale Seite.

Nach dem Gesagten kann es also nicht im geringsten zweifelhaft sein, dass das Auge der Vögel, geradeso wie das der Säugetiere, eine strenge bilaterale Symmetrie in Beziehung auf die nasale und temporale Hälfte erkennen lässt. Der vertikale Meridian teilt das Auge in zwei symmetrische Hälften. —

Was die Literatur betrifft, so konnte ich ebensowenig wie hinsichtlich der Säugetiere irgend eine Andeutung finden, die darauf hätte schliessen lassen, dass man von der seitlichen Symmetrie des Vogelauges schon früher Notiz genommen hat. Nur in den Normentafeln von Keibel und Abraham finde ich auf Taf. I, Fig. 24, 25 und 26 drei Embryonen mit hellem Streifen im dorsalen Meridian abgebildet. Im Text konnte ich aber keinen Hinweis auf diese Eigentümlichkeit finden. Sollte der ungenannte Zeichner der Tafeln den Streifen gesehen, Keibel ihn aber weder an den Embryonen, noch auch, was kaum glaublich wäre, an den Zeichnungen bemerkt haben? Einer der drei Embryonen war 3 Tage 16 Stunden alt, die beiden anderen 4 Tage 8 Stunden. Keibels Zeichner hat also den Streifen genau zur selben Zeit oder in demselben Alter der Embryonen gesehen, wie ich. — Nun aber sind noch drei etwas ältere Embryonen abgebildet, die ausser dem vertikalen noch einen nasalen und temporalen horizontalen Streifen besitzen. Die Embryonen waren 4 Tage 18 $\frac{1}{2}$, 5 Tage 1 $\frac{1}{2}$ und 5 Tage 15 Stunden alt. Bei älteren Embryonen war davon nichts mehr zu sehen. Was für eine Bewandtnis es mit diesen zwei horizontalen Streifen hat, muss ich vorderhand dahingestellt sein lassen. Ihre Existenz zu leugnen, halte ich angesichts der sehr klaren Zeichnungen

nicht für möglich. Mir fehlt aber bisher jede Erfahrung darüber. Seitdem ich die Streifen an den Keibelschen Zeichnungen bemerkte, hatte ich keine Gelegenheit, die Richtigkeit der Angabe zu kontrollieren. Jedenfalls wird hier noch eine weitere Untersuchung notwendig sein. Natürlich müssten die Streifen eine andere Bedeutung haben, wie der vertikale. Das Auge würde also dann in vier Quadranten zerfallen.

B. Reptilien. Nachdem es mir gelungen war, bei den Vögeln, vor allem beim Huhn, die bilaterale Symmetrie des Auges festzustellen, hielt ich es natürlich für sehr wahrscheinlich, dass derselbe Nachweis auch für Reptilien gelingen müsse. Ich wandte mich zuerst an das nächstliegende Objekt, die Eidechse, und fand sowohl bei *Lacerta agilis* als *viridis* meine Erwartung vollkommen erfüllt. Schon bei Embryonen von etwa 17 Urwirbeln und weit offenem Gehörbläschen, dann bei solchen mit 23 Urwirbeln und fast abgeschnürtem Gehörbläschen, ist auf Sagittalschnitten durch die Embryonen, also Äquatorialschnitten durchs Auge, die bilaterale Symmetrie ohne weiteres erkennbar. Wie bei jüngeren Hühnerembryonen gibt sie sich auch hier zunächst durch eine Verkürzung der Augenblase im naso-temporalen und eine Verlängerung im dorso-ventralen Durchmesser zu erkennen. Wie sich die bilaterale Symmetrie bei einem Embryo von *L. viridis* mit 33 Urwirbeln auf dem Äquatorialschnitt ausnimmt, zeigt die Textfig. 4. Die



Textfig. 4.

Äquatorialschnitt durch das Auge eines Embryo von *Lacerta viridis* von 33 Urwirbeln. 105 \times vergrößert.

n nasal, t temporal.

Augenblase ist sehr stark von vorn nach hinten zusammengedrückt und eine senkrecht von der Mitte der sehr weiten fötalen Augenspalte zur Mitte der dorsalen Wand gezogene Ebene teilt den Bulbus in zwei einander spiegelbildlich vollkommen gleiche Hälften. In der oberen Wand findet sich zwischen den beiden Blättern der Augenblase eine ansehnliche, sichelförmige Höhle, ein Rest des „Sehventrikels“. Die innere Kontur des inneren Blattes der Augenblase bildet über der Linse einen Spitzbogen und die Wand der Blase erscheint im Bereiche dieses Bogens, also in der Mitte der dorsalen Wand, beträchtlich dünner als vorn und hinten, alles Eigentümlichkeiten,

die keinen Zweifel daran lassen, dass auch hier das Auge bilateral-symmetrisch gebaut ist.

Wesentlich die gleichen Verhältnisse, wenn auch etwas weniger schön, zeigte ein Embryo von *Lacerta agilis* von der gleichen Urwirbelzahl. Nebenbei bemerke ich, dass Embryonen der Smaragdeidechse im allgemeinen für embryologische Untersuchungen günstiger sind, als solche der Zauneidechse. — Ein Embryo von *Lacerta viridis* mit 35—36 Urwirbeln liess zwar auch die bilaterale Symmetrie des Auges erkennen, jedoch war dieses von vorn nach hinten nicht so stark zusammengedrückt, sondern näherte sich bereits mehr der Kugelform. Sehr eigentümlich war in diesem Fall, und ebenso auch bei einem Embryo von *Lacerta agilis* mit 40 Urwirbeln, das Verhalten des Augenblasenstiels zur Augenblase. Es erinnerte einigermaßen an das Verhalten beim jungen menschlichen Embryo, von dem ein diese Eigentümlichkeit zeigender Schnitt auf Taf. XII, Fig. 3 abgebildet ist. Der Stiel der Augenblase tritt nämlich bei *Lacerta*-embryonen des erwähnten Alters von unten her an die Augenblase heran, so dass man auf einem und demselben Sagittalschnitt durch den Kopf noch etwas vom Augenhintergrund und zugleich bereits den Augenblasenstiel zu Gesicht bekommen kann. Natürlich ist diesem Verhalten keinerlei prinzipielle Bedeutung beizumessen.

Endlich war ich noch in der glücklichen Lage, ein paar Hatteria-Embryonen auf die Symmetrie des Auges hin zu untersuchen. Das Material stammte aus der von Thilenius im Jahre 1898 mitgebrachten Sammlung von Hatteria-Embryonen, von denen mir Waldeyer einen Teil zur Untersuchung überliess, wofür ich ihm zu grossem Dank verpflichtet bin. Über dieses Material vergleiche man meine Mitteilung in der Monographie über van Beneden 1915, S. 344. Allerdings ist das für die vorliegende Frage in Betracht kommende Material nur auf zwei Sagittalschnittserien älterer Embryonen beschränkt; der eine von ihnen hatte 40—45, der andere ungefähr 48 Urwirbel. Bei beiden war der vertikale Durchmesser der Augenblase grösser als der horizontale, in beiden Fällen waren also die Augen von der nasalen zur temporalen Seite etwas zusammengedrückt. Bei dem jüngeren der beiden Embryonen betrug das Verhältnis zwischen vertikalem und horizontalem Durchmesser auf einem Äquatorialschnitt, der eben noch die Linse an der hinteren

Fläche streifte, 32:25. Zugleich sprang bei diesem Embryo, ähnlich wie bei Hühnerembryonen korrespondierenden Alters, von oben und hinten in den Glaskörperraum ein Wulst vor, der mit der dorsalen vertikalen Falte des Innenblattes der Augenblase eines Säugetieres zu vergleichen ist. Bei dem älteren der beiden Hatteria-Embryonen war das Verhältnis zwischen vertikalem und horizontalem Durchmesser auf einem Äquatorialschnitt durch die hintere Fläche der Linse 35:32; das Auge hatte sich also schon der Kugelform genähert. Weiter lateralwärts, auf Schnitten, welche die Linse in ihrer äusseren Hälfte trafen, betrug das Verhältnis 30:27 und hinter dem Äquator, in der Nähe des Augengrundes, 37:31. Übrigens gleicht sich das Verhältnis zwischen Höhen- und Querdurchmesser auch bei *Lacerta* später aus. — Ich besitze noch Sagittalschnittserien durch den Kopf von Embryonen von *Lacerta agilis* vom 1,6, 2,0, 2,4, 2,9, 3,3—3,4, 4,6 und 5,6 cm Länge, ferner von *Lac. vivipara*-Embryonen von 2,0 und 3,5 cm und eine von *Anguis fragilis* von 5,5—6,0 cm Länge; aus den Schnittbildern geht hervor, dass überall das ursprüngliche Höhen-Breitenverhältnis verloren geht und dass sich das Auge mehr der Kugelform nähert; ja es scheint sogar, als ob später der Höhendurchmesser geringer würde als der Breitendurchmesser. In letzterer Hinsicht ist es aber schwer, nach den Sagittalschnittserien ein sicheres Urteil abzugeben, da die Augen sich allmählich schief stellen und die Sagittalschnitte durch den Kopf die Augen nicht mehr senkrecht auf ihre Achse treffen.

C. Anamnier. a) Amphibien. Über die bilaterale Symmetrie des Amphibienauges kann ich wenig mitteilen, obwohl ich eine sehr grosse Zahl von Serien durch die Köpfe von Urodelen besitze. Es stehen mir Schnittserien vom Axolotl, Triton, Salamander und *Necturus* in grosser Zahl zur Verfügung; aber es handelt sich grösstenteils um Querschnittserien und solche sind zur Lösung unserer Frage ungeeignet. Viel weniger zahlreich sind meine Sagittal- und Horizontalschnittserien, ja von *Necturus* fehlen mir solche ganz. Dazu kommt noch als erschwerender Umstand, dass die Augen anfangs nach aussen und unten, dann kurze Zeit zwar direkt nach aussen, zuletzt aber nach aussen und oben sehen und dass die Augenachsen nach hinten konvergieren. Es ist daher in jedem einzelnen Fall schwer, die beste Schnitttrichtung zu treffen. In der Tat hat mir eine Serie, die nach jeder Richtung

etwas schief geraten war und die ich nur durch einen Zufall aufbewahrt habe, die besten Dienste geleistet. Hätte ich nicht schon durch meine Untersuchungen an Sauropsiden und vor allem an Säugetieren Kenntnis von der bilateralen Symmetrie des Auges gehabt, so würde ich kaum bei den Amphibien so hartnäckig darnach gesucht haben; ja ich glaube fast, dass ich sie übersehen hätte. Nun aber habe ich doch einiges gefunden, was mich nicht daran zweifeln lässt, dass auch die Amphibien hinsichtlich der bilateralen oder naso-temporalen Symmetrie des Auges keine Ausnahme machen.

Dass schon in sehr frühen Stadien der Entwicklung, zur Zeit, als die erste Spur einer Linsenplatte bemerkbar wird, ein auffallender Unterschied zwischen den beiden Blättern der Augenblase wahrnehmbar ist, habe ich schon in meiner ersten Abhandlung über den Bau und die Entwicklung der Linse (1898) mitgeteilt. In einem Stadium, in welchem ein Axolotl-Embryo ungefähr 24 Urwirbel besitzt und die Linsenanlage eine dicke, aus Zylinderzellen zusammengesetzte Platte bildet, sind die beiden Wände der Augenblase schon ganz typisch voneinander verschieden. „Die mediale Wand“, so schrieb ich damals, „ist ungemein dünn und aus sehr flachen Zellen zusammengesetzt, die laterale, äussere, dick und schon deutlich von aussen her an der Stelle, wo sich die Linsenplatte findet, eingebuchtet.“ Ebenso teilte ich damals mit, dass „der typische Unterschied zwischen den beiden Wänden der Augenblase sich beim Axolotl schon lange vor dem ersten Auftreten der Linse zu erkennen gibt. Ja sogar bei Embryonen mit 13 Urwirbeln erscheint die laterale Wand der primären Augenblase dicker als die mediale“. Von Embryonen dieser Stadien besitze ich leider keine Sagittalschnittserien. Die ersten besitze ich von Stadien, in welchen die Linsenplatte bereits zu einem tiefen Säckchen, etwa wie es auf Taf. XXX, Fig. 3 meiner Linsenarbeit abgebildet ist, eingesenkt war. Eine sichere bilaterale Symmetrie lässt sich an den Schnitten allerdings nicht erkennen, abgesehen von der fötalen Augenspalte; andererseits war aber auch nichts zu sehen, was gegen das Vorhandensein einer solchen Symmetrie gesprochen hätte. — Der Schnitt, den ich auf Taf. XIII, Fig. 9 dieser Abhandlung abgebildet habe, gehört der erwähnten, etwas schief geratenen Sagittalschnittserie an. Das Auge des Embryo war ungefähr so weit entwickelt wie das

auf Taf. XXX, Fig. 8 meiner Linsenarbeit abgebildete; die Linsenfasermasse füllte also die Höhle des Linsenbläschens bis auf einen ganz engen spaltförmigen Raum vollständig aus. Die Achsen der beiden Augen konvergierten etwas nach innen und unten; die Augen sahen also ein wenig nach oben. Am Schnitt fällt ohne weiteres die bilaterale Symmetrie auf; die Augenblase besteht aus zwei Lappen, die an der ventralen Seite durch eine breite Lücke getrennt, dorsalwärts aber durch eine mächtige Brücke verbunden sind. Bevor ich auf dieses Bild genauer eingehe, will ich über die weiter lateralwärts gelegenen Schnitte der Serie ein paar Worte sagen. Der abgebildete Schnitt ist bei einer Schnittdicke von $7,5 \mu$ der vierte, von aussen gerechnet, der etwas vom Auge zeigt; der erste zeigt bloss einen Anschnitt der äusseren Linsenwand; der zweite trifft die Linse voller und enthält auch bereits die Anschnitte eines nasalen und temporalen Randlappens der Augenblase. Der nasale ist weniger voll getroffen und daher kleiner als der temporale. Die beiden Lappen sind durch eine Brücke dorsalwärts miteinander verbunden, die erheblich schmäler ist als sie selbst. Die beiden Lappen und die sie verbindende Brücke bestehen zunächst aus dem ungemein flachen Pigmentepithel, das über den beiden Lappen auch noch die Anschnitte des inneren Blattes der Augenblase bedeckt. Der dritte Schnitt zeigt die Linse wesentlich so, wie der abgebildete Schnitt; von der Augenblase lässt der Schnitt wieder einen etwas kleineren nasalen und grösseren temporalen Lappen unterscheiden, die durch eine dorsale Brücke miteinander verbunden sind. Am temporalen Lappen ist das innere Blatt völlig freigelegt, das äussere oder Pigmentblatt ist also mit dem zweiten Schnitt vollständig entfernt; natürlich wird aber das Innenblatt lateralwärts vom Pigmentblatt bedeckt. Der nasale Lappen ist, wie gesagt, kleiner, also weniger voll getroffen, und an ihm ist bloss in der Mitte das Pigmentblatt entfernt, so dass man nur hier, nicht am ganzen Lappen, das innere Blatt sieht. Die die beiden Lappen verbindende Brücke besteht fast nur aus dem Pigmentblatt; nur unmittelbar dorsal von der Linse ist das innere Blatt, also die innere Lamelle der Pars caeca retinae, angeschnitten. — Der nun folgende vierte Schnitt ist, wie gesagt, in Fig. 9 abgebildet. Auch er zeigt noch den nasalen, dünneren und den temporalen, dickeren Lappen, beide an der ventralen Seite durch eine breite Lücke getrennt, die sich

schon am zweitnächsten Schnitt zur fötalen Augenspalte verengt, und dorsalwärts durch eine jetzt schon recht breite Brücke verbunden. Der nasale Lappen ist in seinem unteren Drittel noch vom Pigmentblatt bedeckt, das aber schon den Anschnitt des inneren Blattes durchschimmern lässt; in seinen beiden oberen Dritteln besteht der Lappen aus dem inneren dicken Blatt der Pars optica retinae und dem ihm aufliegenden, dünnen, aber jedenfalls noch schief geschnittenen, äusseren oder Pigmentblatt. Der hintere oder temporale Lappen zeigt wesentlich dieselben Verhältnisse, nur ist das Innenblatt an ihm dicker, weil es bereits um eine Spur weiter medial getroffen ist, und zugleich das Pigmentblatt dünner, und zwar aus dem gleichen Grund. Die die beiden Lappen dorsal verbindende Brücke, die auf dem vorigen Schnitt in ihren zwei dorsalen Dritteln aus dem Pigmentblatt, in ihrem unteren Drittel aus der inneren Lamelle der Pars caeca bestand, besteht jetzt umgekehrt in ihrem dorsalen Drittel aus dem noch ziemlich flach angeschnittenen Pigmentblatt, in ihren zwei ventralen Dritteln aber schon aus dem vordersten Teil der inneren Lamelle der Pars optica retinae. — Zwei Schnitte weiter medianwärts treten die unteren Ränder der beiden Lappen zur Begrenzung der fötalen Augenspalte aneinander. Nun ist es in hohem Grad auffallend, dass auf diesem Schnitt, der die Linse ziemlich genau in der Mitte trifft, diese die dorsale und ventrale Wand der Augenblase berührt, dagegen nasal und temporal ein sehr ansehnlicher Glaskörperraum übrig bleibt. Ein Glaskörperraum findet sich also auf diesem Schnitt nur im nasalen und temporalen Lappen der Augenblase, nicht auch dorsal und ventral von der Linse. Dies ist erst auf dem nächstfolgenden, aber auch einzig und allein auf diesem Schnitt der Fall. Nur hier also stehen der vordere und hintere Glaskörperraum dorsal von der Linse in Verbindung. Schon am zweitfolgenden Schnitt legt sich die Linse dicht an die dorsale Wand der Augenblase an, löst sich aber von der ventralen Wand los, so dass die beiden Hälften des Glaskörperraumes nur ventral, nicht dorsal miteinander in Verbindung stehen. Zugleich zeigt dieser Raum auf diesem und allen folgenden Schnitten, soweit er zu sehen ist, also auch an den Schnitten medial von der Linse, eine ausgesprochene bilaterale oder naso-temporale Symmetrie. An den ersten Schnitten hinter der Linse hat er die Form eines hohen gleichschenkeligen

Dreiecks mit ventraler Basis und dorsaler Spitze. — Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass bei diesem Embryo die Augenblase ganz in demselben Sinne eine bilaterale oder naso-temporale Symmetrie aufweist, wie bei den Embryonen der Sauropsiden und Säugetiere.

Desgleichen konnte ich mich an einer Sagittalschnittserie eines etwas jüngeren Embryo — ich hatte notiert, dass er 36 bis 37 Urvirbel besass — von der bilateralen Symmetrie der Augenblase überzeugen. Auch diese Serie wich etwas von der Medianebene ab, aber sie ging doch mehr sagittal durch den Kopf als die vorige. Der erste Schnitt, der die Augenblase traf, zeigte den nasalen und temporalen Lappen, beide sowohl dorsal als ventral voneinander vollständig getrennt; erst auf dem zweiten Schnitt trat die Verbindung der beiden Lappen an der dorsalen Seite ein. An den Augen dieses Embryo war auch ganz deutlich eine allerdings nur sehr niedrige, flache Falte sichtbar, die von der dorsalen Wand der Augenblase gegen die Linse und den Glaskörperraum vorsprang, und wenn sie auch nur wenig entwickelt war, so erinnerte sie doch sofort an die dorsale Retinafalte der Säugetierembryonen. Sie unterschied sich aber andererseits doch wieder von dieser insofern, als die Augenblase in ihrem Bereiche dünner war, als im Bereiche der beiden Lappen. Der Glaskörperraum wies also auch hier eine bilaterale Symmetrie auf. In beiden Fällen war die fötale Augenspalte bis auf einen kleinen lateralen Rest geschlossen.

Aber auch in späteren Stadien kann man manche Erscheinung beobachten, die wohl sicher im Sinne einer bilateralen oder naso-temporalen Symmetrie zu deuten ist. Dies gilt namentlich von der Form der Retina und des Glaskörpers auf Horizontalschnitten. Die Bilder von Horizontalschnitten durch die Augen junger Tritonlarven, deren vordere Extremitäten erst zwei Fingerstummel aufweisen, erinnern in hohem Grad an die Bilder von Horizontalschnitten junger, eben aus dem Ei geschlüpfter Stör-larven, wie ich ein solches auf Taf. XIII, Fig. 5 wiedergegeben habe und von denen später die Rede sein wird. Die Scheidung in eine Pars optica und Pars caeca retinae ist schon ganz deutlich, deutlicher und schärfer bei Triton als bei Acipenser, und in beiden Fällen sind die Schichten der Retina schon mit voller Sicherheit und in voller Zahl zu erkennen. Allerdings ist

auch in dieser Beziehung die Differenzierung beim Triton schon etwas weiter fortgeschritten als beim Stör. So wie man nun einen Horizontalschnitt durch das Auge eines Störs, wie er in Fig. 5, Taf. XIII abgebildet ist, durch einen senkrechten Schnitt in zwei symmetrische Hälften, eine nasale und eine temporale, zerlegen kann, so ist dies auch bei einem Horizontalschnitt durch das Auge eines Triton der erwähnten Entwicklungsstufe möglich: eine vertikale Ebene scheidet die Retina und das ganze Auge in eine nasale und eine temporale Hälfte; die nasale ist das Spiegelbild der temporalen. Der Glaskörperraum ist auf dem Horizontalschnitt in der nasalen Hälfte von derselben Grösse und Form wie in der temporalen, genau so wie beim Stör. Während aber hier der vordere und hintere Winkel abgerundet sind, also Pars caeca und Pars optica im Bogen ineinander übergehen, sind sie bei Triton scharf zugespitzt. Dadurch, dass dies für die nasale und temporale Seite in gleicher Weise zutrifft, wird der Eindruck der nasotemporalen Symmetrie noch erhöht.

Ich bin überzeugt, dass weiter fortgesetzte und namentlich auch auf die anuren Amphibien ausgedehnte Untersuchungen über die bilaterale Symmetrie des Auges noch manche neue, vielleicht überraschende Tatsache bringen werden.

b) Fische. Ich beginne mit den Selachiern, denen manche bekanntlich, vor allem seit den Untersuchungen Gegenbaur's, eine besonders tiefe Stellung und damit im Zusammenhang eine besonders grosse Bedeutung in phylogenetischer Beziehung zuschreiben. Ich habe sowohl Squaliden als Rajiden untersucht und bei beiden die bilaterale Symmetrie des Auges mit aller nur wünschenswerten Sicherheit nachweisen können. Die Fig. 1 und 2 der Taf. XIII zeigen zwei aufeinander folgende Schnitte durch das linke Auge eines Embryo von *Pristiurus melanostomus* von ca. 83 Urwirbeln. Der erste Schnitt (Fig. 1) ist der zweite, der den Rand der Augenblase trifft; die ersten vier Schnitte der Serie, welche etwas vom Auge zeigen, haben bloss die Linse getroffen (Schnitt-dicke = 10μ). Der zweite Schnitt (Fig. 2) ist der nächstfolgende. Beide Schnitte zeigen nun ungemein schön und deutlich ausser der breiten, ventral gelegenen fötalen Augenspalte noch die vier Randkerben der Augenblase, die wir schon von den Säugetieren her kennen. Geradeso wie dort, können wir auch hier zwei dorsale und zwei ventrale Randkerben unterscheiden. Zwei

Randkerben gehören der nasalen, zwei der temporalen Hälfte der Augenblase an. Wir zählen also wieder, wie beim Schaf, Schwein oder Menschen eine dorsale und ventrale nasale und eine dorsale und ventrale temporale Randkerbe. Demnach sind auch wieder, wie dort, fünf Randlappen zu unterscheiden. Nur sind die beiden ventralen, durch die fötale Augenspalte voneinander getrennten, nicht horizontal, sondern schief oder doch sehr steil gestellt. Auf dem Schnitt der Fig. 2 und ebenso auch auf den sich unmittelbar daran anschliessenden Schnitten der Serie kann man also eine dorsale, nasale und temporale Wand der Augenblase unterscheiden und sehen, dass nasale und temporale Wand nach unten gegen die Augenspalte sich einander nähern. Die Seitenwände sind also an den Stellen der ventralen Randkerben etwas abgebogen. Bei Säugetierembryonen war an der korrespondierenden Stelle eine förmliche Abknickung zu sehen. Schon die beiden abgebildeten Schnitte lassen erkennen, dass die Augenblase sehr stark von der nasalen zur temporalen Seite zusammengedrückt ist. An dem ersten Schnitt, der die Linse nicht mehr trifft, und der mit der Äquatorialebene ziemlich genau zusammentreffen dürfte, beträgt das Verhältnis des vertikalen zum horizontalen Durchmesser 25:20. — An einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo mit 66 Urwirbeln, bei dem die sechste Kiemenfurche in Bildung begriffen war, waren zwei dorsale Randkerben sicher zu konstatieren, ebenso die Kompression des Auges in naso-temporaler Richtung. Sehr deutlich waren sowohl die vier Randkerben, als auch die fünf Randlappen an einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 96—97 Urwirbeln zu sehen. Dabei war aber noch folgendes festzustellen: Der dorsale Randlappen, der sich medianwärts in die dorsale Wand der Augenblase fortsetzt, war grösser geworden, die dorsale Wand war also dementsprechend breiter als früher; auch die oberen Hälften der beiden Seitenwände, also die Wände, soweit sie zwischen der dorsalen und ventralen Randkerbe liegen, waren in die Länge gewachsen; dagegen hatten sich die unteren Hälften der Seitenwände, die in der Mitte durch die fötale Augenspalte getrennt sind und bis zu den ventralen Randkerben reichen, verkürzt und zugleich mehr horizontal gestellt. — Bei einem etwas älteren Embryo ist dies noch mehr ausgeprägt und noch deutlicher ist es bei einem Embryo von 18 mm Länge. Hier

besitzt ein Äquatorialschnitt durch das Auge geradezu die Form eines Trapezes, dessen untere, ventrale Wand am kürzesten ist und durch die fötale Augenspalte in zwei gleiche Hälften geteilt wird. Dass das Auge auch in diesem Stadium durch eine im vertikalen Meridian gezogene Ebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt werden kann, braucht nicht erst gesagt zu werden. Bei dem letzterwähnten Embryo erscheint auf den Schnitten durch die laterale Hälfte des Auges die dorsale Wand der Augenblase ein wenig dünner als die übrigen Wände, wodurch schon auf die späteren Verhältnisse hingewiesen wird. Ich werde darauf bei der Besprechung der Schnittbilder von Rochen wieder zurückkommen.

Die Fig. 3, Taf. XIII zeigt uns einen Schnitt durch das Auge eines Embryo von *Torpedo ocellata* von 21 mm Länge. Der Schnitt gehört wieder einer Sagittalschnittserie an, trifft also das Auge parallel dem Äquator. Die Linse ist auf sechzehn Schnitten getroffen; der abgebildete Schnitt ist der 13., der sie trifft. Sie ist also schon sehr nahe dem medialen Pol durchschnitten. Das Auge ist im ganzen in 48 Schnitte zerlegt. Da aber nur 39 davon das innere Blatt der Augenblase treffen und der abgebildete Schnitt der 13. von diesen 39 ist, so dürfte es wohl das Richtigste sein, zu sagen, dass der Schnitt genau an der Grenze zwischen äusserem und mittlerem Drittel des Auges durchgeht. Dahinter kommt allerdings noch der zwischen den beiden Blättern der Augenblase liegende, am Augengrund besonders grosse Zwischenraum, der einen Rest des „Sehventrikels“ darstellt. Der abgebildete Schnitt lässt ohne weiteres die bilaterale Symmetrie des Auges erkennen. Zieht man von der fötalen Augenspalte eine Linie senkrecht zur Mitte der dünnen dorsalen Wand der Augenblase, so teilt man das Auge in zwei symmetrische Hälften, eine nasale oder vordere (n) oder eine temporale oder hintere (t); erstere ist auf den Schnitten etwas grösser als letztere, was darin den Grund hat, dass das Auge ein wenig schief stand, so dass die nasale Hälfte der Augenblase um zwei Schnitte früher getroffen wurde als die temporale. Die leichte Asymmetrie, die der Schnitt aufweist, ist also lediglich die Folge der Schiefstellung des Auges und beruht nicht auf einer wirklichen Asymmetrie. Zur Erläuterung dieses Bildes, sowie zum Verständnis der Form des Auges überhaupt, muss ich ein wenig weiter ausholen. Der

erste Schnitt der Serie, der etwas vom Auge zeigt, trifft bloss das Epithel der äusseren Linsenfläche. Der zweite enthält schon den Anschnitt des vorderen Randes oder des nasalen Lappens der Augenblase. Noch voller ist dieser Lappen auf dem dritten Schnitt getroffen. Der vierte enthält den Anfang der dorsalen und ventralen Wand, jene aus zwei Epithellamellen bestehend, diese schon mit der fötalen Augenspalte. Der Umstand, dass dorsale und ventrale Wand der Augenblase gleichzeitig auf dem Schnitt erscheinen, ist meiner Ansicht nach wichtig. Der fünfte Schnitt zeigt auch schon die temporale Wand und demnach die ganze Augenblase. Abgesehen von der fötalen Augenspalte, die gleich auf dem ersten Schnitt, der sie enthält, ganz schmal ist, bildet diese ein einheitliches geschlossenes Ganzes. Von hier an bis zu dem abgebildeten 13. Schnitt der Serie ändert sich das Bild im wesentlichen nicht.

Was nun zunächst das Bild der Linse auf der Figur betrifft, so sieht man die Kerne der Linsenfasern in zwei Felder, ein dorsales und ein ventrales, verteilt; es entspricht dies der bekannten, auch von mir genau beschriebenen Tatsache, dass sich an der hinteren Fläche der Linse der Selachier eine horizontale Spalte ausbildet, die sich später zur horizontalen hinteren Linsennaht schliesst. Auch die Tatsache, dass die hintere Linsennaht horizontal, die vordere senkrecht steht, worüber man in meiner Linsenarbeit nachlesen mag, spricht im Sinne einer bilateralen oder naso-temporalen Symmetrie des Auges. An der Augenblase können wir an dem Schnitt eine dorsale, eine vordere und hintere oder nasale und temporale und eine ventrale Wand unterscheiden. Als dorsal will ich bloss die dünne Strecke bezeichnen, als vordere und hintere die beiden dicken, etwas oberhalb der Mitte im stumpfen, abgerundeten Winkel abgebogenen Wände und als untere die sehr schmale und dünne Strecke, welche in der Mitte die fötale Augenspalte enthält; diese untere oder ventrale Wand reicht von der Abknickungsstelle der vorderen bis zur Abknickungsstelle der hinteren Wand. Diese Abknickungsstellen entsprechen, wie ich nach meinen Befunden an *Pristiurus*embryonen sagen kann, den Stellen, an welchen am Rande der Augenblase die ventralen Randkerben gelegen hatten (vergl. die Fig. 2 von *Pristiurus*). Ich habe schon oben erwähnt, dass die ventral von diesen Randkerben gelegenen Teile der Augenblasenwand später

im Wachstum relativ gegenüber den dorsalen Abschnitten zurückbleiben und sich ventralwärts umbiegen, bis sie schliesslich dieselbe Stellung zur fötalen Augenspalte einnehmen wie bei *Torpedo*. Da kein Zweifel besteht, dass die breitere dorsale und die schmalere ventrale Wand dieses Schnittes später zu Teilen der Pars caeca retinae werden, muss man sagen, dass die nasale und temporale Wand der Pars optica der Augenblase weiter nach vorn reichen, also grösser sind, als die dorsale und ventrale Wand. Die dorsale und ebenso die ventrale Wand bestehen, wie die ganze Augenblase, aus zwei Lamellen. Davon ist die äussere oder das äussere Blatt ein Teil des Pigmentepithels, die innere oder das innere Blatt eine Fortsetzung der Pars optica im engeren Sinne des Wortes, d. h. der Pars optica schlechtweg nach Abzug des Pigmentepithels. Da der Schnitt die obere Wand schief trifft, erscheinen die Kerne des Pigmentblattes in mehreren Reihen übereinander; am nasalen und temporalen Lappen der Augenblase dagegen erscheint dieses Blatt als ein schönes regelmässiges kubisches Epithel. Es ist dies namentlich dort der Fall, wo das Epithel senkrecht getroffen ist. Das innere Blatt der dorsalen Wand ist ein mehrreihiges Zylinderepithel, dessen Kerne senkrecht gegen die Oberfläche in die Länge gestreckt und sehr schmal sind. Ähnliches gilt von den beiden Lamellen der unteren schmalen Wand, die in der Mitte durch die fötale Augenspalte geteilt ist; nur ist die äussere Lamelle etwas dicker und ihre Zellen höher, die innere etwas dünner und ihre Kerne stehen nicht so zahlreich und dicht übereinander als in der oberen Wand. Das innere Blatt der vorderen und hinteren Wand der Augenblase macht den Eindruck eines sehr hohen, dicken, mehrreihigen Zylinderepithels mit sehr langen, schmalen, fast stabförmigen Kernen, die nur die Innenfläche der Lamelle frei lassen, ohne dass aber von einem eigentlichen Randschleier gesprochen werden könnte. An der Aussenfläche der Lamelle, also dem Pigmentblatt zugewendet, stehen wieder sehr zahlreiche Mitosen. Wie bei den Säugetieren und sonst geht also auch hier die Vermehrung der Zellen lediglich an der Aussenfläche des inneren Blattes der Augenblase vor sich. Endlich erwähne ich, dass im Glaskörperraum sehr viele kleine Zellen zerstreut sind. Franz hat einmal bemerkt, dass er einer Zeichnung von mir in meiner ersten Linsenarbeit, die im Glaskörper

von *Pristiurus* einige Zellen zeigt, nicht trauen könne. Er meinte, wenn ich meine Präparate noch einmal daraufhin untersuchte, würde ich mich überzeugen, dass es solche Zellen nicht gibt. Ich hoffe, dass ihn die Fig. 3, Taf. XIII davon überzeugen wird, wie unbegründet sein Verdacht war.

Für die richtige Beurteilung der Lappung der Augenblase ist es von einiger Bedeutung, die Ausdehnung der dünnen Partie der dorsalen Wand zu beachten. In dieser Hinsicht bemerke ich, dass das innere Blatt, wenigstens in seiner nasalen, dorsalen und ventralen Wand (die temporale Wand tritt, wie gesagt um einen Schnitt später auf), auf 39 Schnitten zu sehen ist, und dass auf 14 von ihnen, also auf mehr als auf einem Drittel, die dorsale Wand in der Mitte so dünn ist, wie dies der abgebildete Schnitt zeigt. Erst mehrere Schnitte hinter der Linse wird diese Strecke dicker und schmaler, um allmählich so dick zu werden wie die nasale und temporale Wand. Aber auch dann ist die bilaterale Symmetrie der Augenblase noch deutlich erkennbar. Ich erwähne alles dies deshalb, weil es zeigt, dass die Ursache des eigentümlichen Schnittbildes der Fig. 3, Taf. XIII nicht etwa darin zu suchen ist, dass das Auge schief steht und infolgedessen dorsale und ventrale Wand nicht in gleichem Abstände vom Augengrund getroffen sind. Dagegen spricht schon die früher erwähnte Tatsache, dass in der Schnittserie dorsale und ventrale Wand gleichzeitig auf einem und demselben Schnitt getroffen sind. Die Erfahrungen, die ich an Knochenfischen, Ganoiden und Amphibien gemacht hatte, hatten auch bei mir anfangs den Verdacht wachgerufen, es könnte die Form des Äquatorialschnittes mit der Schiefstellung des Auges zusammenhängen; aber die erwähnten Tatsachen haben mich doch davon überzeugt, dass die Schiefstellung, wenn überhaupt zu dieser Zeit der Entwicklung von einer solchen gesprochen werden könnte, nicht oder wenigstens nicht die wichtigste Ursache des eigentümlichen Schnittbildes sein kann. Übrigens ist bei den Haifischen, und zwar sowohl bei den Squaliden als den Rajiden, eine ganz ähnliche Stellungsänderung der Augen während der Entwicklung zu konstatieren wie bei den übrigen Wirbeltieren. Anfangs, bei jungen Embryonen, sind die Augen mit ihrer Achse nach aussen unten gerichtet; dann stellen sie sich mit ihrer Achse horizontal und schliesslich drehen sie sich ein wenig nach oben, sodass die Achse von innen unten nach aussen oben

gerichtet ist. In dem Stadium, in welchem das in Fig. 1 und 2 abgebildete Auge von *Pristiurus* und ebenso auch in dem, in welchem das Auge von *Torpedo* (Fig. 3) getroffen ist, steht die Achse genau oder fast genau horizontal. Bei einem jüngeren *Torpedo*embryo, einem solchen von 17 mm Länge, ist die Augenachse vielleicht ein ganz klein wenig nach aussen unten geneigt, die dünne Strecke der dorsalen Wand ist viel weniger ausgedehnt, aber auch hier tritt an allen Schnitten der Serie die bilaterale Symmetrie des Auges ganz deutlich in die Erscheinung. Nebenbei bemerkt, sind an dieser Serie die beiden dorsalen Randkerben der Augenblase sehr schön zu sehen. Bei einem Embryo von 24 mm Länge ist die Achse eben merklich nach aussen oben gerichtet; die Symmetrie des Auges ist auch hier sehr klar zu sehen. Die Schnittbilder sind ähnlich dem in Fig. 3 wiedergegebenen.

Noch will ich ein paar Worte über den *Processus falciformis* (die Leiste nach H. Virchow) und den *N. opticus* sagen. Auf dem Schnitt der Fig. 3 ist von dieser Bildung nichts zu sehen; sie tritt erst zwei Schnitte weiter medial, also näher dem Optikus-eintritt, auf; wie schon aus meiner ersten Linsenarbeit aus dem Jahre 1898 zu ersehen ist, besteht sie in einer Einwucherung gefässhaltigen Mesodermgewebes durch die fötale Augenspalte. Sie ragt wie ein Pilz aus der überall ganz schmalen Augenspalte in den Glaskörperraum hinein. In ihrem distalen, der Linse benachbarten Ende bemerkt man auf der Serie ein einziges sehr weites Gefäss, weiter nach innen, also näher dem Optikuseintritt zwei, dann drei und vier und schliesslich beim Optikuseintritt selbst wieder nur zwei Gefässquerschnitte. Aus der Reihe der Schnitte ergibt sich, dass beim Optikuseintritt ein Gefäss in die Leiste eintritt, nach vorn läuft, hier sich etwas erweitert und dann nach hinten läuft; es handelt sich also im wesentlichen um eine Gefässschlinge, an der wir einen zuführenden und abführenden Schenkel und den im vordersten Ende der Leiste gelegenen Scheitel unterscheiden können. Ob der zuführende oder der abführende Schenkel oder beide sich während ihres Verlaufes durch die Leiste teilen, vermag ich nicht zu entscheiden; jedenfalls findet eine Teilung statt; sonst liesse sich die Vermehrung der Gefässquerschnitte in der Leiste nicht erklären. Von den Bindegewebszellen an der Oberfläche der Leiste strahlen in radiärer

Richtung zahlreiche feine Fäden oder Fasern in den Glaskörperraum aus.

Bei dem nächst jüngeren Embryo von 17 mm Länge ist die Leiste viel kleiner, unansehnlicher und springt viel weniger weit in den Glaskörperraum vor. Bei dem Embryo von 24 mm Länge dagegen ist die Leiste nicht bloss grösser, sondern reicht auch etwas weiter nach vorn, so dass Schnitte, welche noch die Linse treffen, auch das vordere Ende der Leiste zeigen. Der Querschnitt der Leiste ist bei diesem Embryo mehr rund als pilzförmig, und da die fötale Augenspalte in der Nähe des Optikeintrittes schon geschlossen ist, so müssen wohl die Gefässe jetzt etwas weiter vorn eintreten. Von den in den Glaskörper radiär ausstrahlenden Faserzügen gilt dasselbe wie von dem zuerst erwähnten Stadium.

Was den Optikus betrifft, so möchte ich Folgendes bemerken. Ich habe früher gesagt, dass auf dem Schnitt der Fig. 3 zwar noch kein eigentlicher Randschleier, wohl aber eine kernfreie Zone an der Innenfläche der Retina zu sehen ist. Verfolgt man aber die Serie weiter gegen den Augenhintergrund, so sieht man in der kernfreien Zone ganz zweifellos Nervenfasern auftreten, welche deutlich gegen den Optikeintritt konvergieren. Sie liegen dann zu mehreren, dicht aneinander angeschlossenen Bündeln vereinigt an der Aussenseite der Augenblase. Am Augenblasenstiel beschränken sie sich ausschliesslich auf seine dickere, ventrale Wand und sind vom Lumen durch eine Lage von Gliakernen getrennt. Dass der Augenblasenstiel noch im Wachstum begriffen ist, beweisen die Mitosen in ihm. Der Querschnitt durch die Faserbündel des Optikus wird allmählich kleiner und kleiner, ist aber doch mit Sicherheit bis zur Hinterwand des Recessus opticus an der Hirnbasis zu verfolgen. Die Grösse des Querschnittes beträgt hier allerdings ein Drittel von der in der Nähe des Auges. Der Recessus opticus läuft bekanntlich nach vorn und unten in eine scharfe Spitze aus und das Bündel von Optikusfasern liegt unmittelbar hinter der Spitze an der Aussenseite der Wand des Recessus.

Bei dem nächst jüngeren Torpedo-Embryo von 17 mm Länge sind am Augenhintergrund gleichfalls schon Nervenfasern nachweisbar; allerdings nur in geringer Menge. Sie laufen in der Richtung gegen den Augenblasenstiel, sind aber nicht weit zu verfolgen.

Bei dem älteren, erwähnten Embryo von 24 mm Länge ist der Optikus schon sehr mächtig; seine Bündel strömen am Augenhintergrund gegen die Eintrittsstelle des Nervis zu und sammeln sich jetzt keineswegs bloss vom Augenhintergrund und seiner nächsten Umgebung, wie bei dem Embryo von 21 mm Länge, sondern wohl schon von der ganzen Pars optica retinae. An der Eintrittsstelle des Optikus und ihrer Umgebung sind die radiär zusammenlaufenden Bündel durch reihenweise geordnete Zellen der Ganglienzellschicht voneinander getrennt, wodurch ein äusserst elegantes Bild von sich abwechselnden radiären Zellreihen und dazwischen liegenden Nervenfaserbündeln zustande kommt. Die Bündel des Optikus sind durch gliöse Septa voneinander getrennt. Der Augenblasenstiel ist zu dieser Zeit noch in der ganzen Ausdehnung offen, d. h. er enthält noch, wie früher, ein Lumen. Dieses ist allerdings in der Mitte seines Verlaufes ausserordentlich eng, sein Durchmesser kaum halb oder ein Drittel so gross als ein Zellkern. Trotzdem ist der Kanal leicht zentralwärts bis in den Recessus opticus zu verfolgen. Die Wand des Kanals ist an der dorsalen Seite sehr dünn und besteht hier aus einer einfachen Lage kubischer Zellen; diese sind leicht zentralwärts bis zum Ependym des Recessus zu verfolgen. Das Lumen des Augenblasenstiels hat also eine ganz exzentrische Lage. Auch an der ventralen Seite ist das Lumen von Zellen begrenzt, die zweifellos als Gliazellen zu bezeichnen sind und dem Optikus zugerechnet werden müssen; unterhalb dieser Gliazellen des Optikus folgt dann die mächtige Masse von Optikusfaserbündeln. Die erwähnten gliösen Septen, welche, wie gesagt, die Bündel voneinander trennen, ziehen im allgemeinen von der dorsalen Seite, also von der Gegend, in der im Augenblasenstiel das Lumen liegt, divergierend ventralwärts. Die Anordnung ist also eine andere als im Optikus der Säugetiere, was in letzter Linie darin den Grund hat, dass sich bei den Selachiern, wie überhaupt bei den niederen Wirbeltieren, die fötale Augenspalte nicht auf den Augenblasenstiel zentralwärts fortsetzt. Es bildet sich also auch nie im Optikus ein Kanal aus, der demjenigen zu vergleichen wäre, der die Arteria und Vena centralis retinae, beziehungsweise in früheren Stadien die Arteria hyaloidea aufnimmt. Genau, wie ich dies für den Embryo von 21 mm Länge feststellen konnte, nimmt auch bei diesem Embryo die Grösse des Optikusquerschnittes in zentripetaler

Richtung sehr erheblich ab. So bestätigen also meine Beobachtungen durchaus die Angaben Frorieps, die sich gleichfalls auf einen Embryo von *Torpedo* (die Art nennt Froriep nicht) beziehen. Bekanntlich war Froriep der erste, der den einwandfreien Nachweis für das zentripetale Wachstum der Optikusfasern bei Selachierembryonen erbrachte. Meine Beobachtungen bestätigen dagegen nicht die sehr merkwürdigen, bereits früher erwähnten Angaben von v. Szily über die Bildung und das Wachstum der Optikusfasern. Geradeso wie bei Säugetier-, speziell bei Kaninchenembryonen, finden sich auch bei Selachierembryonen im Augenblasenstiel die bekannten mit alkoholischem Boraxkarmin oder Cochenille-Alaun gut färbbaren Körner, die nach v. Szily aus dem Zerfall von Zellkernen entstehen und beim Wachstum der Optikusfasern eine wichtige Rolle spielen sollen. Aber diese Körner sind gerade dort in ganz besonders grosser Zahl vorhanden, wo sich nie eine Optikusfaser bildet, nämlich in der dorsalen Wand des Augenblasenstiels, von der mitgeteilt wurde, dass sie in das Ependym des Recessus opticus verfolgt werden kann.

Dasselbe wie *Torpedo*embryonen lehren auch solche von *Raja*. Ich besitze eine Sagittalschnittserie von *Raja alba* mit 116—118 Urwirbeln, eine ebensolche Serie von *Raja clavata* mit ca. 127 Urwirbeln, eine dritte Serie von *Raja clavata* mit 156 Urwirbeln und eine vierte Serie, wieder von *Raja alba*, bei der ich die Zahl der Urwirbel nicht sicher feststellen konnte; ich habe nur die Länge des Embryo notiert, die 4 cm betrug. Nebenbei bemerkt, darf man aus der Zahl der Urwirbel verschiedener Arten oder gar Familien und Ordnungen keinen Schluss auf die Entwicklungshöhe ziehen. Obwohl die Rajiden oder Batoiden bekanntlich einen sehr gedrungenen Habitus besitzen, während sich die Squaliden durch einen schlanken Körperbau auszeichnen, zeigen doch beide in korrespondierenden Entwicklungsstadien sehr verschieden grosse Zahlen von Urwirbeln. Bei *Pristiurusembryonen* von 66—68 Urwirbeln z. B. ist die Linse bereits vom Ektoderm abgeschnürt, bei dem erwähnten Embryo von *Raja alba* mit 116—118 Urwirbeln dagegen noch nicht; hier senkt sich noch in die solide Linsenmasse eine trichterförmige Grube ein, ähnlich wie bei *Pristiurusembryonen* von 63 Urwirbeln. Rajidenembryonen sind bekanntlich anfangs ebenso schlank und schwächlich wie Squalidenembryonen, wie jeder, der nicht selbst

solche Embryonen gesehen hat, durch die schönen Wachsmodele von Ziegler bestätigt sehen kann. Erst mit der Verbreiterung der Brustflossen ändert sich der Habitus. Wir beobachten hier dasselbe wie unter den Reptilien bei den Schildkröten. Junge Schildkrötenembryonen sind so schlank wie Eidechsenembryonen; freilich wird sie niemand, der einige Erfahrung hat, mit solchen verwechseln; haben sie doch von — ich möchte fast sagen — allem Anfang an eine ganz andere Physiognomie als die Eidechsen oder auch als die Krokodile.

Was nun die Augen des jüngsten der vier genannten Rajaembryonen betrifft, so sind sie sehr deutlich in naso-temporaler Richtung zusammengedrückt, ihr senkrechter Durchmesser also grösser als ihr horizontaler. Die fötale Augenspalte, die auch hier nicht auf den Augenblasenstiel übergreift, ist noch sehr weit. Das Auge ist also nicht bloss in Beziehung auf die Linse, sondern auch in Beziehung auf die Retina weniger weit entwickelt als bei dem *Pristiurusembryo* von 83 Urwirbeln, dem die beiden Schnitte der Fig. 1 und 2 Taf. XIII angehörten. Der zweite der genannten Embryonen zeigt wesentlich dieselben Verhältnisse. Vor allem ist bemerkenswert, dass an der Serie vom Auge zuerst die Anschnitte der vorderen und hinteren Wand erscheinen, zu denen erst auf dem nächstfolgenden Schnitt der Anschnitt der oberen Wand kommt. Ferner ist bemerkenswert, dass an der Augenblase die zwei dorsalen Randkerben zu sehen sind. 3. Ist der Glaskörperraum im grossen und ganzen dreieckig mit oberer Basis und unterer, in der fötalen Augenspalte gelegener Spitze; diese Form tritt vor allem an den Schnitten zu Tage, die die Linse nicht mehr treffen; an den ersten von diesen Schnitten ist die dorsale Wand des inneren Blattes der Augenblase etwas nach unten vorgewölbt. 4. Sieht es fast aus, als ob am Augengrund von oben und hinten ein Wulst in den Glaskörperraum vorspringe, ähnlich, wie wir dies beim Huhn gesehen haben. Und endlich 5. ist mir die beträchtliche Grösse der Linse dieses Embryo aufgefallen. Ebenso wenig, wie früher, setzt sich auch jetzt die nunmehr schon enger gewordene Augenblasenspalte auf den Stiel der Augenblase fort. Von der Anlage eines *Processus falciformis* oder einer Leiste ist nur an ein paar Schnitten ganz hinten in der Nähe des Augenhintergrundes etwas zu sehen.

Was nun endlich den letzten Embryo von 4 cm Länge

betrifft, so kann ich über ihn folgendes berichten: Die ersten Schnitte treffen wieder nur die Linse; dann folgen Schnitte durch die hintere und sehr bald darauf auch solche durch die vordere Wand der Augenblase. Vordere und hintere Wand biegen sich sodann ventralwärts gegeneinander, um hier die fötale Augenspalte zu begrenzen. Zuletzt folgt die dorsale Wand, die geradeso wie bei *Torpedo* viel dünner ist als die vordere und hintere. Das Bild wird dann alsbald dem in Taf. XIII, Fig. 3 von *Torpedo* mitgeteilten sehr ähnlich. Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass zu dieser Zeit bei *Raja* die Augen ein klein wenig schief stehen, d. h. nach aussen und oben gerichtet sind; die Form des Schnittbildes mag also zum Teil auf diese schiefe Stellung zu beziehen sein. Mir erscheint auch weniger der Umstand von Wichtigkeit, dass die dorsale Wand im Vergleich mit der vorderen und hinteren so dünn ist, als vielmehr die ganze Form des Querschnittes; diese ist, wie schon gesagt und wie man auch an der Fig. 3 sieht, im ganzen und grossen ein Dreieck mit nach oben gerichteter Basis, nach unten gegen die fötale Augenspalte gerichteter abgestutzter Spitze.

Was den Optikus dieses *Raja*-Embryo betrifft, so gilt von ihm ungefähr dasselbe wie von dem des *Torpedo*-Embryo von 21 mm Länge. Ja, vielleicht ist er noch nicht einmal so weit entwickelt. Die Grösse des Querschnittes der Faserbündel nimmt auch hier von der Retina gegen das Gehirn ab. —

Zum Schlusse will ich, gewissermassen nebenbei, erwähnen, dass ich ausser den früher erwähnten Sagittalschnittserien von *Pristiurus*-Embryonen und zahlreichen anderen durch jüngere Embryonen, die für unsere Frage nicht näher in Betracht kommen, noch Sagittalschnittserien von älteren *Pristiurus*-Embryonen folgender Grösse besitze: 18, 22, 24, 27, 28 und 30 mm; ausserdem besitze ich noch ein paar Sagittalschnittserien von älteren Embryonen von *Scyllium canicula*. Über die *Pristiurus*-Embryonen habe ich folgende Notizen gemacht. Embryo von 18 mm Länge: Bilaterale Symmetrie des Auges unverkennbar, ähnlich wie bei den nächst jüngeren, früher besprochenen Embryonen; von Optikusfasern ist noch nichts zu sehen. Embryo von 22 mm Länge: Auf der Serie ist zuerst nasale und temporale Wand getroffen, darauf erscheinen nahezu gleichzeitig dorsale und ventrale. Der erstere Umstand steht wieder im Einklang mit der naso-temporalen Symmetrie.

Einige der folgenden Schnitte zeigen sodann eine gewisse Ähnlichkeit mit dem abgebildeten Schnitt von *Torpedo*. Es sind schon ein paar sehr zarte, aus einigen wenigen Fasern bestehende Optikusbündel zu sehen; sie sind aber nur am Ansatz des Augenblasenstiels, nicht in diesem selbst, zu finden. Im äusseren Blatt der Augenblase ist Pigment aufgetreten, allerdings nur in Form einiger weniger Körnchen, und auch diese sind nur in der Nähe des Augenblasenrandes innerhalb der nasalen und temporalen Wand der Augenblase zu sehen. Embryo von 24 mm Länge: Auch hier ist zunächst nur die nasale und temporale Wand getroffen, dann folgt die ventrale, die durch die fötale Augenspalte in zwei Hälften geteilt ist, und den Schluss macht die dorsale, die zunächst ähnlich wie bei *Torpedo* dünn ist, dann aber bald, früher als hier, dicker wird. Die bilaterale Symmetrie des ganzen Auges tritt auf den Äquatorialschnitten unverkennbar hervor. Pigment findet sich etwas reichlicher als bei dem früheren Embryo, aber nur wieder im peripherischen äusseren Teil der Augenblase und auch da nur in der nasalen und temporalen Wand. Die Optikusfaserbündel bilden bei diesem Embryo ausnahmsweise keine geschlossene Masse, sondern sind durch grössere Zwischenräume voneinander getrennt. Immerhin liegen sie aber alle, wie auch sonst, an der Aussenseite der ventralen Wand des Augenblasenstiels. Eines der Bündel lässt sich bis in die Nähe des Recessus opticus verfolgen, die übrigen verschwinden früher. Embryo von 27 mm Länge: Zuerst erscheint in der Sagittalschnittserie wieder vordere und hintere, dann ventrale und zuletzt dorsale Wand. Vom Pigment gilt im wesentlichen das früher Gesagte. Was den Optikus betrifft, so sieht man in der Nähe der Retina zwei mächtige Bündel von ungleicher Grösse. Cerebralwärts werden sie schwächer und scheinen sich dann aneinanderzulegen. Jedenfalls ist weiter nach innen nur ein einziges Bündel zu sehen, das sich auch bis in die hintere Wand des Recessus opticus verfolgen lässt. Der Embryo von 28 mm Länge zeigt ähnliche Verhältnisse, nur ist er ein wenig schief geschnitten, so dass auf der linken Seite die ventrale Wand der Augenblase früher erscheint als die dorsale, während auf der rechten Seite das Umgekehrte der Fall ist. Beim Embryo von 30 mm Länge trifft man wieder das gewöhnliche Verhalten, indem zuerst nasale und temporale, dann dorsale und zuletzt ventrale Wand auf den

Schnitten erscheinen. Alles in allem kann man sagen, dass die bilaterale Symmetrie des Auges in der ganzen Form des Auges, vor allem auf Schnitten, welche der Äquatorialebene parallel gehen, zum Ausdruck kommt.

Was die Ganoiden betrifft, so besitze ich einige Sagittal-, Quer- und Horizontalschnittserien von jüngeren Larven von *Acipenser sturio*, die ich vor 25 Jahren in Glückstadt, nördlich von Hamburg, gesammelt habe. Leider beschränkt sich das Material auf zwei Stadien. Als ich nach Glückstadt kam, wollte es nicht mehr gelingen, gleichzeitig je ein geschlechtsreifes Männchen und Weibchen zu bekommen, um die künstliche Befruchtung ausführen zu können. So war ich also auf das Material angewiesen, das aus Eiern stammte, an denen einige Tage vor meiner Ankunft der freundliche Gastwirt Mohr, der mich damals in jeder Weise unterstützte, die künstliche Befruchtung ausgeführt hatte. Die jüngeren Larven waren eben aus dem Ei geschlüpft, die älteren waren sechs Tage alt. Was zunächst die jungen Larven betrifft, so habe ich von ihnen eine grössere Zahl von Schnittserien in den drei erwähnten Richtungen angefertigt. Ich beginne mit der Beschreibung des Bildes, welches man auf einem Querschnitt durch die Mitte des Auges erhält. Ein solcher Schnitt ist auf Taf. XIII, Fig. 4 abgebildet. Das, worauf ich zunächst die Aufmerksamkeit lenken möchte, ist die Schiefstellung des Auges. Die Augenachse ist schief von aussen und oben nach innen und unten gerichtet. Es ist dies um so auffallender, als die Haifische andere Verhältnisse bieten, indem die Augenachsen bei ihnen rein oder fast rein horizontal stehen; es gilt dies sowohl für die Squaliden als für die Rajiden. Bei letzteren scheinen im erwachsenen Zustand die Augen ein klein wenig nach aussen und oben gerichtet zu sein.

Ferner besitze ich drei Querschnittserien von Embryonen von *Lepidosteus osseus*; der jüngste der Embryonen war 8,3 mm lang, der zweite 12,6 mm und der dritte 16,5 mm. Bei allen dreien stehen die Augenachsen rein horizontal. Dagegen muss ich bemerken, dass bei zwei jungen Amien meiner Sammlung (*Amia calva*) die Augen etwas schief nach oben gerichtet zu sein scheinen. Bei der Forelle sehen die Augenachsen anfangs (11 mm Länge) schief nach unten, dann (17 mm) ziemlich genau nach aussen und schliesslich (30, 40 und 50 mm) vielleicht um eine Spur

nach oben. Sicher bin ich aber letzterer Angabe nicht. Bei unseren Störlarven stehen also die Augen sehr schief, was jedenfalls unter den Fischen eine Ausnahme bildet. Die Beachtung dieser Eigentümlichkeit ist natürlich für die Beurteilung der Bilder, welche Sagittal- und Horizontalschnitte geben, von Wichtigkeit.

Die Linse bietet genau dasselbe Bild wie die Linse eines Axolotl (vergl. meine erste Linsenarbeit). Die Retina ist bereits ziemlich weit differenziert. Nicht bloss, dass sie eine Scheidung in eine Pars optica und Pars caeca erkennen lässt, zeigt jene auch bereits eine Sonderung in mehrere Schichten. Diese ist in der Mitte des Augenhintergrundes am deutlichsten und am meisten fortgeschritten — man betrachte nur die Stäbchen und Zapfen — und nimmt nach der Peripherie mehr und mehr ab. Der Optikus besitzt schon sehr gut entwickelte Fasern. Er tritt tief ventral am Augengrund ein und mit ihm dringt zugleich Bindegewebe in den Glaskörperraum, das nur aus einer geringen Zahl von Zellen besteht und gegen die Linse zieht. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit dem Processus falciformis (Leiste nach H. Virchow) zu tun haben. Das Bindegewebe führt ein Gefäss.

Sehr eigentümlich sind die betreffenden Verhältnisse bei *Lepidosteus*. Auch hier entspringt der Optikus tief ventral von der Mitte des Augenhintergrundes und mit und unter ihm tritt wieder gefässführendes Bindegewebe in den Glaskörperraum ein. Ein Gefäss zieht von hier im vertikalen Meridian nach oben an der Aussenseite des Glaskörpers, zwischen ihm und der Limitans, ein zweites zieht nach vorn gegen die Linse; diese Gefässe sind auch schon bei dem jüngsten der drei von mir untersuchten *Lepidosteusembryonen* vorhanden. Für unsere Frage sind sie deshalb von Wichtigkeit, weil die Gefässstämme im vertikalen Meridian, der hier wieder der Grenze zwischen nasaler und temporaler Hälfte der Retina entspricht, verlaufen. Ebenso gehört ja auch der durch die fötale Augenspalte eindringende Processus falciformis, geradeso wie die fötale Augenspalte selbst, der Grenze zwischen nasaler und temporaler Bulbushälfte an.

Wie die Fig. 4 zeigt, erscheint der Glaskörperraum auf dem Vertikalschnitt dreieckig. Eine Seite des Dreieckes wird von der Linse, die zweite vom Augenhintergrund und die dritte von der ventralen Wand der Augenblase gebildet. Diese Ver-

hältnisse eines Vertikalschnittes sind für die Beurteilung der Bilder von Sagittal- und Horizontalschnitten von Wichtigkeit. Zunächst habe ich auf Taf. XIII, Fig. 6 und 7 zwei Schnitte aus einer Sagittalschnittserie einer gleich weit entwickelten Störlarve abgebildet. Der erste Schnitt der Serie, der etwas vom Auge sehen lässt, zeigt den Anschnitt der Linse und des temporalen Lappens. Der nächstfolgende zeigt auch schon den Anschnitt des nasalen Lappens, diesen natürlich jetzt entsprechend kleiner als den temporalen. Beide Lappen sind schief gegeneinander gestellt und fassen die Linse zwischen sich. Dorsal sind sie sehr weit voneinander getrennt, ventral scheidet sie bloss die sehr schmale fötale Augenspalte. Dritter, vierter und fünfter Schnitt geben wesentlich dasselbe Bild, nur erscheinen die Lappen grösser und ebenso natürlich auch die Linse. Den sechsten Schnitt der Serie zeigt uns die Fig. 6. Auch hier sehen wir die beiden Lappen der Augenblase, wobei der nasale kleiner ist als der ein klein wenig weiter zentralwärts getroffene temporale. Oben sind auch hier wie an den vorhergehenden Schnitten die Lappen durch eine breite Lücke voneinander getrennt, während unten die ausserordentlich enge fötale Augenspalte zu sehen ist. Über ihr liegt das Bindegewebe des Processus falciformis mit einem Gefässquerschnitt. Von dem Bindegewebe strahlen radiär Fäden in den nasalen und temporalen Glaskörperraum. Auf den nun folgenden Schnitten treten die beiden Lappen dorsalwärts miteinander in Verbindung und den zweitfolgenden habe ich in Fig. 7 abgebildet. Man sieht hier die beiden Lappen durch eine dünne, breite Brücke miteinander in Verbindung stehen. Diese Brücke besteht natürlich aus den beiden Lamellen der Augenblase. Die innere Lamelle besteht aus zylindrischen, die äussere aus kubischen Zellen. Diese letzteren werden in nasaler und temporaler Richtung, also nach links und rechts auf der Figur, niedriger und gehen in das ungemein flache Pigmentepithel der Retina über. An der Brücke selbst weisen die Zellen kein Pigment auf. Vom Processus falciformis strahlen wieder Fäden in den Glaskörperraum. Ähnliche Fäden entspringen augenscheinlich auch direkt von den Zellen der inneren Lamelle der Augenblase neben der fötalen Augenspalte. Der Glaskörperraum wird nur oben durch die Linse in eine temporale und eine nasale Hälfte geteilt. Die Differenzierung ist an dem

weiter medial getroffenen temporalen Lappen deutlicher als an dem nasalen. — Zwei Schnitte weiter nach der Mittelebene zu schwindet die Linse und noch zwei Schnitte weiter auch der Glaskörperraum.

Der Optikus enthält schon sehr schöne Fasern, die zu Bündeln vereinigt sind und sich leicht bis in die hintere Wand des Recessus opticus verfolgen lassen. Auf Querschnitten kann man die Optikusfasern der beiden Seiten sich schon kreuzen sehen. Dasselbe gilt auch von den korrespondierenden Embryonen von *Lepidosteus*.

Und nun betrachten wir noch den in Fig. 5 abgebildeten Horizontalschnitt durch das rechte Auge eines Störembryo des gleichen Stadiums. Ich bemerke, dass die beiden Augen so zueinander stehen, dass ihre Axen sich in einem nach vorn offenen, äusserst stumpfen Winkel schneiden würden. Die Schiefstellung ist zu dieser Zeit so gering, dass ich sie vielleicht übersehen hätte, wenn mir nicht aufgefallen wäre, dass auf allen meinen Sagittalschnittserien zuerst der temporale und erst einen Schnitt später der nasale Lappen zur Ansicht kommt. — Das Bild der Fig. 5 ist sehr lehrreich, denn es lässt, wie mir scheint, keinen Zweifel darüber zu, dass auch beim Stör das Auge eine nasotemporale Symmetrie aufweist. Im vertikalen Meridian ist der Glaskörperraum ungemein seicht, vorn und hinten aber, im nasalen und temporalen Lappen, erweitert er sich zu einer ansehnlichen Höhle. Wie auf dem Vertikalschnitt ist auch hier die Teilung der Retina in eine Pars optica und Pars caeca ohne weiteres zu erkennen. Beide gehen im Bogen ineinander über. Wie ich früher erwähnt habe, sind beide Abschnitte der Retina in einem, diesem Stadium des Störs korrespondierenden Stadium bei Triton in spitzem Winkel gegeneinander abgesetzt. Hier, wie dort, weist aber der Glaskörperraum eine deutliche naso-temporale Symmetrie auf. Der Eindruck dieser Symmetrie wird noch dadurch erhöht, dass der Abstand der Linse von der Mitte des Augenhintergrundes geringer ist als nach vorn oder hinten zu. Übrigens fällt die naso-temporale Symmetrie des Auges, die Teilung in eine vordere und hintere Hälfte, sofort in die Augen, wenn man die Horizontalschnitte nach der ventralen Seite zu, also gegen die Augenblasenspalte hin, verfolgt. Man sieht dann, dass diese, beziehungsweise der durch sie eintretende Processus falciformis, eine scharfe Grenze

zwischen nasalem und temporalem Lappen der Retina bildet. Die Verlaufsrichtung der Spalte ist zu dieser Zeit eine fast rein quere.

Vom älteren Stadium von *Acipenser* besitze ich je eine Sagittal-, Quer- und Horizontalschnittserie. Die Querschnittserie lehrt, dass die Augen auch jetzt noch etwas nach oben blicken, wenn auch vielleicht nicht mehr so stark als bei den eben ausgeschlüpften Larven. Die Horizontalschnittserie lehrt, dass die Augen stärker nach vorn gedreht sind als früher. Die Augen sehen also nach aussen, oben und vorn. Die Schnitte, welche das Auge in halber Höhe, also in der Höhe des horizontalen Meridians treffen, lassen die bilaterale oder naso-temporale Symmetrie ohne weiteres erkennen, obwohl jetzt der Abstand der Linse von der Mitte des Augenhintergrundes, also die Länge der Augenachse, zugenommen hat. Die beiden Augenachsen würden sich also, nach hinten verlängert, in einem nach vorn offenen, stumpfen Winkel schneiden. Der Optikus aber verläuft, wie die Horizontalschnittserie zeigt, wie man sich aber natürlich auch an der Querschnittserie überzeugen kann, nicht in der Richtung der Augenachsen zum Gehirn, sondern biegt vom Auge an nach vorn und innen um; er beschreibt also mit der Augenachse einen sehr flachen, mit der Konkavität nach vorn gerichteten Bogen. Verfolgt man die Horizontalschnittserie nach der ventralen Seite, so sieht man wieder, wie die fötale Augenspalte und der durch sie in den Glaskörperraum eindringende *Processus falciformis* das Auge in seiner ventralen Hälfte in einen nasalen und temporalen Lappen teilt. Solche Bilder lassen keinen Zweifel darüber zu, dass der Verlauf oder die Richtung der fötalen Augenspalte durch die bilaterale Symmetrie des Auges bedingt ist, ja vielleicht hängt sogar ihre Existenz damit zusammen. Denn um ein Gefäss in den Glaskörperraum treten zu lassen und mit dem Gefäss etwas Bindegewebe, ist die Spalte denn doch zu lang. Eine kleine Einkerbung des Umschlagsrandes würde dazu vollkommen ausreichen. Ich werde darauf gleich weiter unten noch zurückkommen.

Die Sagittalschnittserie, aus der ich einen Schnitt auf Taf. XIII, Fig. 8 abgebildet habe, lehrt folgendes: Der lateralste Schnitt durchs linke Auge trifft nur das Pigmentepithel des temporalen Lappens. Der nächste trifft den Lappen schon etwas voller und legt auch schon sein inneres Blatt bloss. Auch das Epithel der Linse ist gestreift. Der dritte Schnitt trifft temporalen Lappen

und Linse voller und legt auch schon das Pigmentepithel des nasalen Lappens bloss. Dass der nasale Lappen erst zwei Schnitte nach einwärts vom temporalen getroffen wird, erklärt sich natürlich aus der Schiefstellung des Auges. Auch die Schnitte durch das rechte Auge lehren das Gleiche. Der vierte Schnitt zeigt alle drei genannten Teile, die beiden Lappen und die Linse, in grösserem Umfang. Desgleichen der fünfte, an dem die beiden Lappen bereits zur Begrenzung der fötalen Augenspalte aneinander getreten sind. Hier schlagen sie sich nach oben um und erreichen die Linse. Dieser nach oben umgeschlagene Teil der Lappen gehört der Pars caeca an und besteht, wie der ganze Lappen, aus den bekannten zwei Blättern. Beide sind hier epithelial. Das aus dem Pigmentepithel fortgesetzte Blatt ist dünn und pigmentiert, das aus dem Innenblatt fortgesetzte ist dicker und besteht aus einer einfachen Lage von Zylinderzellen; Pigment fehlt in ihm. Zwischen den beiden Lappen ist nur ganz oben, dicht unter der Linse, eine Mesodermzelle zu sehen. — Der nächste Schnitt, also der sechste, der das Auge trifft, zeigt in der fötalen Augenspalte etwas pigmentiertes Bindegewebe und zugleich ein weites Gefässlumen. Desgleichen ist auch unterhalb der fötalen Augenspalte ein weiteres Gefässlumen zu sehen. Die oberen Ränder der beiden Lappen wenden sich nach innen und nehmen den Charakter der Pars caeca an. Auf dem nächsten Schnitt erscheint das Gefässlumen innerhalb der Augenspalte enger, während das Lumen an der ventralen Seite dieselbe Weite hat wie früher. Die Pars caeca am oberen Ende der beiden Lappen schiebt sich über die Linse vor. — Der achte Schnitt zeigt wesentlich dasselbe wie der siebente, nur ist die Pars caeca an der dorsalen Seite des Auges etwas grösser. Der neunte Schnitt zeigt die Teilung des oberen, nunmehr aus der fötalen Augenspalte heraustretenden Gefässes. Der zehnte zeigt die Schiefschnitte der aus dieser Teilung hervorgegangenen Äste, den einen in der nasalen, den anderen in der temporalen Hälfte des Glaskörperaumes. Die Linse lässt die hintere, horizontal gestellte Linsennaht erkennen. Dorsal von der Linse treten nasaler und temporaler Lappen der Augenblase aufeinander zu, um sich miteinander zu verbinden. Auf dem nächsten, dem elften Schnitt hat diese Verbindung schon stattgefunden. Dies ist der Schnitt, der auf Taf. XIII, Fig. 8 abgebildet ist. Er

entspricht dem Schnitt der Fig. 7 aus dem jüngeren Stadium. Man sieht, wie kolossal das Auge in den sechs Tagen seit dem Auschlüpfen der Larven gewachsen und wie weit die Differenzierung fortgeschritten ist. Einer ins einzelne gehenden Erläuterung bedarf das Bild nach dem bereits Gesagten wohl nicht. Wenn auch die naso-temporale Symmetrie, welche das Auge auf einem solchen Schnitte zeigt, zum Teil durch die Schiefstellung des Auges vorgetäuscht wird, indem die dorsale Hälfte der Pars caeca später getroffen wird, als die ventrale, die schon auf früheren Schnitten erscheint, so ist doch an der Tatsache der Symmetrie an sich nicht zu zweifeln. Diese ist auch auf den folgenden Schnitten ohne weiteres erkennbar, auch nachdem die dünne dorsale Wand der dicken Pars optica Platz gemacht hat. Ich erwähne, dass schon auf dem nächsten Schnitt die Linse nur mehr im hinteren Anschnitt getroffen ist und dass auf dem darauffolgenden der Glaskörperraum herzförmig erscheint, wobei die Spitze des Herzens nach der fötalen Augenspalte sieht und die beiden Lappen den beiden Lappen der Retina angehören. Diese Form des Glaskörperraumes lässt also auch nicht den geringsten Zweifel an der naso-temporalen Symmetrie des Auges. — Der Optikus sammelt seine Bündel am ventralen Rande des Augenhintergrundes, wo er das Auge verlässt, um, wie schon erwähnt, in flachem Bogen nach innen und zugleich etwas nach vorn zur Hirnbasis zu ziehen.

Dass auch die Knochenfische keine Ausnahme machen und also gleichfalls eine bilaterale Symmetrie des Bulbus aufweisen werden, ist nach dem bisher Gesagten wohl schon von vornherein wahrscheinlich. Indessen stört hier die schiefe Stellung der Augen, so unauffällig sie sein mag, doch die Untersuchung in hohem Grade. Am besten scheinen mir noch Horizontalschnittserien geeignet zu sein, um an Forellenembryonen und eben ausgeschlüpfen jungen Forellen die naso-temporale Symmetrie zu erweisen. Bei den Knochenfischen, wenigstens bei der Forelle, sind die Umschlagsränder der Augenblase an der fötalen Augenspalte weit ins Innere des Glaskörperraumes hineingeschlagen, so dass durch die hier gebildete Doppelfalte der ganze ventrale Bulbusraum in eine nasale und eine temporale Hälfte geteilt ist. Dies tritt, wie begreiflich, namentlich an Horizontalschnitten durch die ventralen Bulbushälften sehr deutlich hervor; hier erscheint

auf den Schnitten der Raum durch ein im vertikalen Meridian des Auges parallel zur Augennachse verlaufendes Septum in zwei Hälften geteilt. Das Septum wird gegen die Linse zu höher und tritt an deren ventrale Seite heran. Dieser vorderste, an die Linse herantretende, wulstförmig verdickte Teil des Septum ist wohl sicher die Anlage des Linsenmuskels (*Retractor lentis* nach Th. Beer), der demnach, wie schon von mehreren Seiten angegeben ist, ektodermalen Ursprungs sein dürfte. Auch das Pigmentblatt der Retina, das bis zur Anlage des Linsenmuskels nach vorn reicht, zeigt hier gewisse Eigentümlichkeiten. Indessen würde es mich zu weit von meinem Gegenstand ablenken, wenn ich darauf näher eingehen wollte. Auf alle Fälle scheint mir eine eingehende Untersuchung der Entwicklung des Auges der Knochenfische, namentlich auch mit Rücksicht auf die Entwicklung des Linsenmuskels, viele schöne Resultate zu versprechen.

Rückblick und Schluss.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sind: erstens der Nachweis einer bilateralen oder naso-temporalen Symmetrie der primären und in noch höherem Grad der sekundären Augenblase oder des Augenbeckers und zweitens der vielleicht auch in pathologischer und klinischer Beziehung nicht ganz unwichtige Nachweis von Inzisuren am Umschlagsrand des Augenbeckers, die eine ganz bestimmte und typische Lage haben. Dazu kommen noch Ergebnisse von, wenigstens vorderhand, geringerer Bedeutung, welche sich auf die Differenzierung der Retina, auf die Bildung des Optikus usw. beziehen. Dass namentlich die erste Tatsache, die bilaterale Symmetrie der Retina und damit zugleich der Grundlage des ganzen Auges ein hohes physiologisches und pathologisches Interesse in Anspruch nimmt, brauche ich kaum zu betonen. Indessen will ich zuerst ein paar Worte über die Randkerben des Augenbeckers sagen. In seinem bekannten Atlas zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges (1914, S. 13) führt Seefelder mich als ersten an, der diese Randkerben gesehen hat. In der Tat sind sie mir seit mindestens 17 Jahren bekannt. Seefelder leitet, wie schon früher erwähnt, seine Beschreibung mit den Worten ein: „Ausser der ventral gelegenen grossen Becherspalte kann man manchmal an beliebigen anderen Stellen des Becher-

randes eine Einkerbung beobachten.“ Als ich mit Seefelder über diese Randkerben sprach und auch noch später, als er sie mit meinem Einverständnis nach meinen Präparaten in seinem Atlas zeichnen liess, wusste ich allerdings noch nicht, dass Zahl und Lage der Kerben ganz bestimmt sind, aber ich erinnere mich andererseits auch nicht, dass ich mich dahin geäußert hätte, sie könnten an „beliebigen“ Stellen des Randes vorkommen. Auch darüber, dass man sie nur „manchmal“ finde, habe ich, soweit ich mich erinnere, nichts gesagt. Dass sie regelmässig, in bestimmter Zahl und in bestimmter Lage vorkommen, und dass nicht bloss die Säugetiere, sondern auch die tieferstehenden Wirbeltiere, ja sogar die Haifische zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung durch solche Randkerben ausgezeichnet sind, dass sie endlich sogar bei den Haifischen in der gleichen Lage und Zahl wie beim Schaf oder Mensch vorkommen, wusste ich damals freilich noch nicht. Aber gerade diese Regelmässigkeit der Zahl und Lage und die Allgemeinheit des Auftretens sind Momente, die der Erscheinung eine grössere Bedeutung verleihen. Dass das eine Mal an einem Embryo eines Säugetieres statt der typischen vier nur drei oder selbst nur zwei Randkerben mit voller Sicherheit nachzuweisen sind, hat gegenüber der höchst interessanten Tatsache, dass sie bei einem *Pristiurus* genau ebenso zur Entwicklung kommen wie beim Schaf oder Menschen, gar nichts zu sagen. So zweifellos aber das allgemeine und regelmässige Vorkommen dieser Randkerben in der ganzen Wirbeltierreihe ist, so lässt sich doch über die physiologische Bedeutung derselben zur Zeit nur wenig sagen. Auffallend ist allerdings, dass man bei den Säugetieren, vor allem bei dem menschlichen Embryo von 8,3 mm NS Länge (vergl. Taf. XII, Fig. 1) und auch sonst in den Randkerben Gefässe findet, wodurch es wahrscheinlich gemacht wird, dass diese Gefässe mit der Art der Zirkulation des Auges selbst im Zusammenhang stehen. In der Tat ist ja, wie ich schon im beschreibenden Teil hervorgehoben habe, keine die Arterie begleitende Vena hyaloidea vorhanden. Das durch die fötale Augenspalte in der Arteria hyaloidea eintretende Blut kann wohl nicht anders als über den Becherrand den Abfluss finden. Und so liegt denn, wie mir scheint, die Annahme nahe, dass die primäre, erste und ursprüngliche Zirkulation im Wirbeltierauge die ist, dass die Arteria hyaloidea oder, wie man

vielleicht besser sagen könnte, die Art. optica, durch die fötale Augenspalte das Blut zum Auge bringt, und dass dieses durch vier Venen, welche sich in die Kerben des Augenrandes einlegen, das Auge wieder verlässt. Dies würde aber schon auf eine bilaterale oder naso-temporale Symmetrie des Auges hinweisen. Wir hätten dann eine Arterie, die in der vertikalen oder gewissermassen in der entwicklungsgeschichtlichen Hauptebene des Auges einträte und vier Venen, die auf die vier Quadranten des Auges verteilt wären. Zwei davon würden der nasalen, die beiden anderen der temporalen Hälfte des Auges angehören und diese vier Venen wären genau bilateral symmetrisch verteilt. Dieser Annahme bin ich bereits im beschreibenden Teile gefolgt. So würden denn auch die Erwägungen Seefelders bis zu einem gewissen, allerdings nur sehr beschränkten Grade eine Bestätigung erfahren. Diese Erwägungen lauten: „Die Einkerbung des Becherrandes ist genetisch ganz unabhängig von der Bildung der ventralen Becherspalte. (Nach dem Gesagten würde dies nicht richtig sein, insofern die „ventrale Becherspalte“ zum Eintritt für die Arterie, die Randkerben zum Austritt für Venen zu dienen hätten, beide also in einem gewissen kausalen Zusammenhang miteinander stünden.) „Ihr Zustandekommen (augenscheinlich sind hier die Randkerben gemeint) wird einzig und allein durch Hindernisse verursacht, die ihren Sitz ausserhalb der Augenanlage haben, und zwar sind es Gefässverbindungen der Arteria hyaloidea mit der Ringarterie, sowie letztere selbst, die sich dem Auswachsen des Becherrandes entgegenstellen. (Hier werden drei nach meinen Präparaten angefertigte Zeichnungen zitiert.) Mit dem Wegfallen des Hindernisses durch Rückbildung der Gefässverbindungen bestehen diese Einkerbungen nur mehr kurze Zeit weiter und es erfolgt mit ihrem allmählichen Verschwinden eine Abrundung des Becherrandes. In den Fällen, wo die Ursache der Spaltbildung des Becherrandes dauernd bleibt, wird die Ausbildung des retinalen Anteils der Iris, event. auch des Zylinderkörpers, gehemmt und es kommt zur Bildung sogenannter atypischer Kolobome.“ Bevor die Gefässverhältnisse des Auges in so jungen Stadien nicht ganz klargestellt sind, möchte ich mich nicht weiter darüber äussern. Das oben Gesagte soll auch bloss eine Vermutung zum Ausdruck bringen. Ich kann nur sagen, dass ich fast stets, wenn ich an den vier typischen Stellen nach einem Gefäss gesucht

habe, es auch finden konnte. Auch Teile eines „Ringgefäßes“ — ob es sich um eine Arterie handelt, wie Seefelder meint, weiss ich nicht — kann ich gewöhnlich sehen. Aber in diesen Fragen lassen uns gerade die Selachier im Stich. Bei dem *Pristiurus*-embryo mit 83 Urwirbeln, bei welchem die Randkerben so überaus klar und deutlich zu sehen sind (vgl. die Fig. 1 und 2, Taf. XIII), ist in der Nähe des Augenblasenrandes noch kein Gefäß zu finden; dasselbe gilt von einem Embryo mit 96—97 Urwirbeln. Freilich gebe ich dazu folgendes zu bedenken. Es könnten die Inzisuren ganz wohl schon auftreten, lange bevor die Gefäße gebildet sind, zu deren Einlagerung sie dienen. So findet man z. B. — ich teile hier eine Beobachtung mit, die ich schon vor langer Zeit gemacht habe — bei Schweineembryonen die tiefen Einschnitte an der Oberlippe schon ausgebildet, lange bevor die Hauer, denen sie später zur Einlagerung dienen, zum Durchbruch durch die Schleimhaut gekommen sind. Es ist das ein Fall von prospektiver Entwicklung, oder — wie ich mich in meinen „Bausteinen zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere“ 1911 ausgedrückt habe, von prospektiver funktioneller Anpassung, wie es deren so ungemein viele in der Entwicklung der Tiere gibt.

Seefelder nennt die Randkerben „Colobome des Becherandes“ und meint, dass es, wenn sie bestehen bleiben, zur Bildung von „atypischen Colobomen“ kommen könne. Es will mir scheinen, dass man die Bezeichnung Colobome auf angeborene Spaltbildungen des Auges (der Iris, Chorioidea, des Optikus etc.) beschränken sollte, die auf das Ausbleiben oder auf Unregelmässigkeiten des Verschlusses der fötalen Augenspalte zurückzuführen sind. Alle anderen sogenannten Colobome (z. B. Colobom der Macula oder das *Coloboma traumaticum*) haben mit der fötalen Augenspalte nichts zu tun. Der Name Colobom selbst drückt bekanntlich keinerlei Beziehung zur Augenspalte aus; denn er bedeutet einfach „Verstümmelung“.

Wichtiger und interessanter ist die bilaterale oder naso-temporale Symmetrie der Anlage der Retina. Dass es sich dabei nicht etwa um Artefakte handelt, beweist schon die tadellose übrige Erhaltung der betreffenden Objekte. Nirgends ist an ihnen die Spur einer Schrumpfung oder abnormen Faltung zu sehen. Ürigens würden schon die Fig. 3, 4 und 5 der Taf. X,

welche die primäre Augenblase des Kaninchens mit den zwei Netzhautwülsten zeigen, genügen, um jeden Zweifel daran auszuschliessen, dass die Retina schon von den frühesten Stadien an in einen nasalen und temporalen Lappen geteilt ist. Diese Scheidung geht später allerdings scheinbar wieder verloren, aber eben nur scheinbar; in Wirklichkeit bleibt, wie wir sehen werden, die bilaterale Symmetrie stets erhalten und zwar nicht bloss an der Retina, sondern am ganzen Auge.

Sehr auffallend ist, dass von den hier mitgeteilten Tatsachen so gut wie gar nichts bekannt ist. Zum Teil mag dies daher rühren, dass man bisher fast nur Querschnittsserien untersucht hat; schon Horizontalschnitte durchs Auge von Embryonen findet man relativ selten abgebildet und Bilder von Sagittalschnitten, also von Schnitten, welche das Auge parallel der Äquatorialebene treffen, sind ungeheure Raritäten. Ich will das Wichtigste, was ich darüber gefunden habe, mitteilen. Die meisten derartigen Abbildungen finden sich bei Kolliker in der „Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere“ aus dem Jahre 1879. Hier ist auf Seite 629, Fig. 392, ein Horizontalschnitt durch den Kopf eines Schafembryo von 15 mm Länge abgebildet, der am linken Auge eine eben merkliche Andeutung der vertikalen Falte der Retina zeigt; das rechte Auge ist tiefer unten getroffen und der Schnitt hat die fötale Augenspalte blossgelegt. Ferner sind auf Seite 634, Fig. 394 und 395, zwei Horizontalschnitte durch die Augen von Kaninchenembryonen abgebildet; der eine Embryo war 12 Tage 6 Stunden, der andere 14 Tage alt. An beiden Figuren ist die vertikale Falte der Retina, wenn auch lange nicht so gut, wie es sein könnte, zu sehen. Endlich ist auf Seite 651, Fig. 410 ein Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 23 mm Länge abgebildet, der die Falte gleichfalls zeigt. Merkwürdigerweise wird aber diese Eigentümlichkeit, die doch zum mindesten dem Zeichner aufgefallen ist, im Text nicht mit einem Worte erwähnt. Einen Äquatorialschnitt durch das Auge eines Schweineembryo von 12 mm Scheitelsteisslänge finde ich bei Bonnet in seinem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte“ (2. Auflage 1912), abgebildet (Seite 304, Fig. 241). Das Bild zeigt eine geringe, eben merkbare Andeutung einer Faltung des Innenblattes der Augenblase und über der Falte die Höhle, welche z. B. an meinen Fig. 13 und 14 der Taf. XI

zu sehen ist. Damit bin ich eigentlich mit der Literatur zu Ende. Weder bei Kessler (1877), noch bei O. Hertwig (Lehrbuch, 10. Auflage, 1915), noch in der Bearbeitung des Kapitels „Auge“ von Froriep im Handbuch der Entwicklungslehre O. Hertwigs, noch in dem von Keibel bearbeiteten Kapitel über die Entwicklung der Sinnesorgane in Keibel und Malls Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen 1911, noch bei Broman in seiner „normalen und anormalen Entwicklung des Menschen“ 1911, noch endlich im Lehrbuch (1898) und Handatlas (1907) der Entwicklungsgeschichte des Menschen von Kollmann findet sich etwas, was man darauf beziehen könnte. Höchstens käme vielleicht ein „kombiniertes Bild“ eines Schnittes durch das Auge und den Augensiel eines menschlichen Embryo von 10,2 mm Länge in Betracht, das in den beiden letztgenannten Werken wiedergegeben ist und möglicherweise einem Horizontalschnitte entspricht; der Augengrund zeigt auf diesem Bild eine leichte Vorwölbung; von einer Falte der Retina ist aber keine Rede. Davon erwähnt auch der Text nichts.

Das Interesse, das der Nachweis einer nasotemporalen Symmetrie der Retina in pathologischer Beziehung bietet, scheint mir darin zu liegen, dass durch ihn vielleicht ein neues Licht auf jene Sehstörung geworfen wird, die man als Hemianopsie (Hemiopsie oder Hemiopie) zu bezeichnen pflegt. Ich sage ausdrücklich „vielleicht“: denn die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen decken sich nicht mit den klinischen Erfahrungen. Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass die Retina entwicklungsgeschichtlich durch eine Ebene, die senkrecht durch den Optikuseintritt zieht, in eine nasale und temporale Hälfte zerlegt wird. Beim Kaninchen sind es zunächst zwei Wülste, ein nasaler und ein temporaler, an der ventralen Wand der primären Augenblase, die später zum inneren Blatt der Augenblase wird, welche diese Symmetrie zum Ausdruck bringen. Später tritt dann eine Falte auf, welche in der dorsalen Hälfte der Augenblase die aus den beiden Wülsten hervorgegangenen Lappen voneinander scheidet, während gleichzeitig an der ventralen Seite die fötale Augenspalte entsteht, die zunächst nur bis zum Augenblasensiel reicht, dann aber, wenigstens bei den Säugetieren, — dagegen nicht bei den anderen Tieren — auf diesen übergreift. Die dorsale Falte und

die ventrale Spalte bilden also eine vertikale Grenze zwischen nasalem und temporalem Lappen. Später (vgl. z. B. die Fig. 11, Taf. X und die Fig. 6, 10, 11 und 12, Taf. XI), wenn sich die fötale Augenspalte schliesst, — und in offensichtlichem Zusammenhang mit diesem Vorgang —, bildet sich an deren Stelle auch ventralwärts eine Falte, so dass nunmehr in den Glaskörperraum in einer vertikal durch den Optikus-eintritt gelegten Ebene zwei Falten vorspringen: eine dorsale, die wir als primäre bezeichnet haben und eine ventrale, die später und im Zusammenhang mit dem Verschluss der fötalen Augenspalte entstanden ist, und die als sekundäre bezeichnet werden kann. Die Ebene dagegen, welche bei der Hemianopsie nasale und temporale Gesichtsfeldhälfte voneinander scheidet, ist die Ebene, die durch den physiologischen vertikalen Meridian gelegt wird, nicht die Ebene, die senkrecht durch den Optikus-eintritt zieht. Die entwicklungsgeschichtliche Trennungsebene zwischen den beiden Netzhauthälften fällt also mit der physiologischen, die zugleich die hemianoptische ist, nicht zusammen.

Übrigens spielt doch hierbei vielleicht noch die Frage nach der „überschüssigen Gesichtsfeldpartie“ und der Doppelversorgung der Macula lutea eine Rolle. Auf Seite 301—302 des 3. Bandes der 1. Abteilung der „Neurologie des Auges“ (1905) von Wilbrand und Saenger lese ich: „Wenn nun auch diese, also nur unter bestimmten pathologischen Bedingungen, manifest werdende Trennungslinie der Gesichtsfeldhälften mit dem vertikalen Meridian der Netzhaut zusammenfällt und den Fixierpunkt durchschneidet, so ist dies doch eigentlich die Ausnahme, denn meist verläuft die Trennungslinie mehr oder weniger weit jenseits des vertikalen Meridians am Fixierpunkte vorbei innerhalb des Gebietes der vom anderen Faszikel versorgten anderen Netzhaut — resp. Gesichtsfeldhälfte.“ Weil damit die so verlaufende Trennungslinie der Gesichtsfeldhälften ein Gebiet umgrenzt, das, soweit es vom vertikalen Meridian ab in die andere Gesichtsfeldhälfte hineinragt, eigentlich überschüssig ist, wurde diese Partie von Wilbrand mit der Bezeichnung „überschüssige Gesichtsfeldpartie“ belegt.

Wahrscheinlich aber ist ein Zusammenhang zwischen Hemianopsie und bilateraler Symmetrie in anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Sinne nicht. Vielmehr dürfte die In-

kongruenz zwischen der entwicklungsgeschichtlichen Grenz- oder Trennungslinie der beiden Netzhauthälften und der hemianoptischen, die zugleich die physiologische Trennungslinie der beiden Gesichtsfeldhälften ist, auf die Lageveränderung des Auges zurückzuführen sein. Diese musste natürlich störend auf die ursprüngliche Symmetrie des Auges einwirken.

Wir wollen nun untersuchen, ob die Retina auch beim erwachsenen Tier, also auch nach ihrer vollen Entwicklung, eine naso-temporale Symmetrie, d. h. eine Symmetrie, bei welcher die Symmetrieebene senkrecht durch den Optikuseintritt gezogen wird, aufweist. Zu diesem Zweck wollen wir zuerst die Art der Gefäßverteilung in der Retina untersuchen. Hierbei kommen bekanntlich nur die Säugetiere in Betracht, da bei den übrigen Wirbeltieren die Netzhaut fast durchweg gefässlos ist. Hyrtl hat diese Netzhäute daher als anangische bezeichnet (1861). Wie H. Virchow gezeigt hat, kommen aber doch unter den Fischen sehr merkwürdige Ausnahmen vor; so ist z. B. beim Aal die Netzhaut ausserordentlich gefässreich, ja sie übertrifft in der „Ausgiebigkeit der Vaskularisation“ sogar die Netzhaut der Säugetiere. In anderen Fällen, wie z. B. bei den Knochenganoiden (für ältere Lepidostensembryonen kann ich dies aus eigener Erfahrung bestätigen), bestehen zwar Gefässe der Hyaloidea, aber sie schicken keine Äste in die Retina selbst hinein. — Was nun die Säugetiere betrifft, so wird ein Urteil über die Art der Gefäßverteilung dadurch erschwert, dass es nicht immer mit Sicherheit festzustellen ist, ob die Arterien, die man gesehen und beschrieben hat, auch wirklich Äste einer Arteria centralis retinae sind, oder aber hintere Ciliararterien. Am wichtigsten für unsere Frage ist aber zweifellos die Verästelungsweise der A. centralis retinae, womit freilich nicht gesagt sein soll, dass dem Verästelungsmodus der cilioretinalen Gefässe keine Bedeutung zukommt. Es wäre sehr zu wünschen, dass diese Frage nach der Versorgung der Retina noch genauer untersucht würde. Das meiste, was wir darüber wissen, gründet sich auf ophthalmoskopische Befunde und diese reichen für anatomische Zwecke nicht aus. So sind z. B. die Mitteilungen von Lindsay Johnson ausschliesslich auf ophthalmoskopische Untersuchungen basiert und in den meisten Fällen ist den kostspieligen und farbenprächtigen Bildern nicht anzusehen,

ob die Gefässe, um die es sich dabei handelt, Äste der A. centralis retinae oder hintere Ciliararterien sind. Es ist dies aber durchaus nicht gleichgültig; wir wissen, dass selbst nahe verwandte Familien, wie Hund und Katze, hierin voneinander abweichen können. Beim Hund wird z. B. die Retina von einer Art. centr. ret. versorgt, während bei der Katze nach O. Schultze die Netzhautgefässe Äste der hinteren Ciliararterien sind; „die Art. centr. ret. hat hier für die Ernährung der Retina keine wesentliche Bedeutung; sie wird durch cilioretinale Gefässe ersetzt“ (Leber). Nachdem schon Lindsay Johnson versucht hatte, mehrere Typen der „Netzhautvaskularisation“ aufzustellen, hat Leber folgende Einteilung getroffen: er unterschied holangische, merangische, paurangische und anangische Netzhäute. Der Einteilung ist die Ausbreitung der Gefässe zu Grunde gelegt; je nachdem die Netzhäute in ganzer Ausdehnung oder nur zum grösseren Teil, oder drittens nur sehr wenig oder endlich gar nicht vaskularisiert sind, werden sie in die vier genannten Gruppen gebracht. Eine solche Einteilung ist, so wertvoll sie in ophthalmoskopischer Hinsicht sein mag, in vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher doch kaum verwendbar. Dasselbe gilt von der Einteilung Lindsay Johnsons; der lange Titel, den er seinem in der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin gehaltenen Vortrage gegeben hat, lässt zwar ganz grossartige Aufschlüsse erwarten, der Inhalt aber rechtfertigt diese Erwartungen, wenn er auch in anderer Beziehung alle Anerkennung verdient, in keiner Weise. Was die Abbildungen Lindsay Johnsons betrifft, so sind sie, da sie nur die Gefässe auf und in unmittelbarer Nähe der Eintrittsstelle des Optikus zeigen und keine vollständige Übersicht über die ganze Art und Weise der Gefässverteilung geben, nur in beschränktem Maße für unsere Zwecke verwendbar.

Ganz gefässlos — anangisch nach der Bezeichnung Hyrtls — ist die Netzhaut beim Rhinoceros, dem Stachelschwein (Hystrix), dem Armadill (Dasypus), dem Faultier (Bradypus) und dem Ameisenigel (Echidna); diese Formen kommen daher für uns nicht in Betracht. Das gleiche gilt von den Formen mit „paurangischer“ Netzhaut nach Leber. Diesen Typus zeigen die Fledermäuse, das Pferd, der Tapir, der Elefant, der Ameisenbär (Myrmecophaga) und Hyrax, dann ein Teil der Nager, wie der Biber und das

Meerschweinchen und endlich noch die meisten Beuteltiere. Hinsichtlich des genaueren Verhaltens der Netzhautgefässe des Pferdes sind aber die Angaben noch geteilt. (Man vergleiche darüber, sowie über andere, hier erwähnte Punkte die Zusammenstellung Lebers.)

Wichtig für uns sind eigentlich nur die „merangischen“ und „holangischen“ Netzhäute. Was die Netzhautgefässe des Kaninchens und des Hasen betrifft, so weiss man seit langem, dass ihr Verbreitungsgebiet ein sehr beschränktes ist. Vom Augenhintergrund des Kaninchens gibt es begreiflicherweise eine sehr grosse Zahl von Abbildungen, wie bereits oben erwähnt wurde. Eine der lehrreichsten ist die von Lindsay Johnson. Das Kaninchen besitzt eine horizontal gestellte, ovale oder langgestreckte (Lindsay Johnson) Papille, von der die Äste der Art. centralis nach der nasalen und temporalen Seite ausstrahlen. Die Papille und die grösseren Gefässstämme der Retina stehen also genau senkrecht auf der vertikalen Grenzlinie zwischen den beiden entwicklungsgeschichtlich so scharf unterscheidbaren Lappen. Was die holangischen Netzhäute betrifft, so halte ich mich lieber als an die ophthalmoskopischen Bilder, die nur ausnahmsweise eine beschränkte Übersicht über die Verbreitungsweise geben, an die, wenn auch weniger eleganten und zum Teil wohl sehr schematischen Abbildungen Chievitzs und Slonakers; namentlich die Skizzen Slonakers geben nur eine ungefähre Vorstellung der grösseren Arterienstämme. Zu diesen Abbildungen kommen dann noch einige andere, wie das schöne Bild des Augenhintergrundes des Rindes in Zürns Arbeit über die Retina und die Area centralis der Haussäugetiere und dergleichen.

Ich beginne mit der Besprechung der Gefässverteilung in der Retina der Primaten. Das Schema der Gefässverteilung von E. v. Jäger, das auch Leber in seine Darstellung aufgenommen hat, ist allgemein bekannt; weniger bekannt ist das Bild Langenbachers, das das Gefässnetz der Retina bis zur Ora serrata zeigt; es ist gleichfalls von Leber in seine grosse, höchst dankenswerte Darstellung der Zirkulationsverhältnisse des Auges aufgenommen (S. 8). Für unsere Zwecke ist die Figur Langenbachers vielleicht noch instruktiver als die v. Jägers. Eine senkrechte Linie, die genau der entwicklungsgeschichtlichen Grenze der beiden Hälften der Retina entspricht, trennt die nasalen

und temporalen Gefäßgebiete. Das nasale wird bekanntlich von der Arteria nasalis sup. et inf., das temporale von der Arteria temporalis sup. et inf. versorgt. Kleinere Arterien wie die Arteria macularis an der temporalen und die A. mediana an der nasalen Seite stören diese nasotemporale Symmetrie in keiner Weise. Ein eigenartiges Interesse bietet dann noch die Tatsache, dass „der mittlere Teil der Fovea eine gefäßlose Insel“ darstellt; diese Insel ist, wie die von O. B. Becker nach einem Präparat von H. Müller gegebene Abbildung (vergleiche Leber, S. 11) zeigt, im horizontalen Durchmesser länger als im vertikalen. Der Längsdurchmesser der Insel steht also, nasalwärts verlängert, senkrecht auf der entwicklungsgeschichtlichen Grenzlinie. Wie aus den Untersuchungen Slonakers (Gorilla) und namentlich Lindsay Johnsons (zahlreiche niedere Affen) hervorgeht, zeigen alle Primaten denselben Verästelungstypus wie der Mensch.

Aber auch sonst lässt sich bei allen holangischen Netzhäuten durch eine, der entwicklungsgeschichtlichen Grenzlinie zwischen temporaler und nasaler Hälfte der Retina entsprechende senkrechte Linie das Gefäßgebiet der Retina in zwei symmetrische Hälften zerlegen. Wenn wir den Teilungsmodus der Primaten als den ersten Typus der Gefäßverteilung bezeichnen wollen, so können wir den der Karnivoren als einen zweiten anführen. Aus den Skizzen Slonakers geht klar hervor, dass wir hier (Hund, Fuchs, Katze) eine dorsale, in der entwicklungsgeschichtlichen Grenzlinie senkrecht nach oben ziehende Arterie unterscheiden können, die symmetrisch nach der temporalen und nasalen Seite ihre Äste abgibt, und zwei ventrale, die einen nach unten offenen rechten oder stumpfen Winkel einschliessen, und von denen die eine an der nasalen, die andere an der temporalen Seite gelegen ist. Auch einige Bilder von Lindsay Johnson (ich erwähne das von *Procyon lotor* und *Ursus americanus*) lassen eine nasotemporale Symmetrie der Gefäßverteilung vermuten. Andere Bilder, wie das der Gefäßverteilung beim Serval, geben das umgekehrte Bild, wie die vom Hund oder Fuchs, zeigen aber gleichfalls eine nasotemporal-symmetrische Verteilung. Ein dritter Verbreitungsmodus ist der der Ungulaten, soweit diese überhaupt gefäßhaltige Netzhäute besitzen. Die Abbildungen der Gefäßverteilung des Rindes, Schafes, Hirsches, Schweines, Kamels usw. lassen keinen

Zweifel an der nasotemporalen Symmetrie der Gefäßverteilung zu. Der Verbreitungsmodus ist nur wenig von dem der Karnivoren verschieden. Auch hier haben wir eine von der Optikuspapille senkrecht nach oben ziehende, also dorsale Arterie, die symmetrisch nach der temporalen und nasalen Seite Zweige abgibt und zwei oder drei ventrale Gefäße, die man, wie namentlich die genauesten darüber vorliegenden Abbildungen zeigen, als eine horizontale nasale, eine horizontale temporale und eventuell noch als eine vertikale ventrale bezeichnen kann. Die vertikale ventrale kann, wie es scheint, rückgebildet sein. Als ein vierter Verbreitungsmodus ist vielleicht der der Nager, soweit diese überhaupt gefäßhaltige Netzhäute besitzen, zu unterscheiden. Wenigstens lassen die Abbildungen einer Eichhörnchen-netzhaut bei Chievitz und zwei ophthalmoskopische Bilder des Augenhintergrundes der Ratte und des Eichhörnchens bei Lindsay Johnson die Annahme einer nasotemporalen Symmetrie der Gefäßverteilung auch in diesen Fällen nicht unwahrscheinlich erscheinen. Dabei ist es sehr eigentümlich, dass beim Eichhörnchen die Papille ein langes, horizontales Band darstellt, aus dem nach der dorsalen, ventralen, temporalen und nasalen Seite die Gefäße hervortreten. Die Bilder sowohl bei Lindsay Johnson als bei Chievitz sind ohne die geringste Schwierigkeit mit der nasotemporalen Symmetrie in Einklang zu bringen. Die Verhältnisse des Eichhörnchens erinnern zugleich ein wenig an die oben geschilderten des Kaninchens. —

Aber nicht bloss die Art der Gefäßverteilung in der Retina steht in vollem Einklang mit der nasotemporalen Symmetrie, wie sie sich in der Entwicklung des Auges kundgibt, sondern auch die Konfiguration der Regionen des schärfsten, oder vielleicht besser gesagt, des scharfen Sehens. Die entwicklungsgeschichtliche Trennungslinie der beiden Hälften der Retina steht, wie wir gesehen haben, vertikal; es ist nun gewiss nicht ohne tiefere Bedeutung, dass die Region des scharfen Sehens, die man als Area centralis zu bezeichnen pflegt, in weitaus der Mehrzahl der Fälle, wo sie bisher genauer untersucht ist, dem horizontalen Meridian entspricht, also genau senkrecht auf der entwicklungsgeschichtlichen Grenzlinie der beiden Retinahälften steht. Es ist dies ein Gegenstand, der namentlich, was die niederen Wirbeltiere betrifft, noch nicht seit

sehr langer Zeit bearbeitet ist und dessen weitere Verfolgung sicher noch schöne Resultate zeitigen wird. Wir werden sehen, dass die Tatsache, dass eine band- oder streifenförmige Area centralis retinae gerade in den ursprünglichsten Fällen senkrecht auf jene Grenzlinie zieht und im horizontalen Meridian verläuft, ein Licht auf die physiologische Bedeutung und zugleich auf die phylogenetische Entstehung der nasotemporalen Symmetrie zu werfen geeignet ist. Ich hebe zunächst einige Angaben hervor, die für unsere Frage von Wichtigkeit sind. Dabei beginne ich mit den Selachiern und steige allmählich zu den Säugetieren auf. Über die Retina der Selachier hat Franz mitgeteilt, dass sie „zentral dicker und reicher an den verschiedenen Elementen“ ist, als in der Peripherie. Er fährt dann fort — und darauf möchte ich ganz besonders die Aufmerksamkeit lenken —: „Der horizontale Meridian des Selachierauges dürfte als Gebiet des schärfsten Sehens insofern wirken, als er und nur er den hierfür geeigneten Abstand von der Linse hat, während dorsal und ventral die Netzhaut der Linse näher liegt. Dies kommt physiologisch auf dasselbe wie eine streifenförmige Area hinaus, doch sind histiologische Unterschiede, die damit einhergingen, bis jetzt nicht bekannt, ausser, dass bei manchen Arten das Tapetum der Chorioidea in diesem Gebiete bevorzugt entwickelt ist“ (1905 und 1913). Mit den Angaben Franz' stimmen diejenigen Slonakers im allgemeinen überein. Er schreibt: „Fishes seem to be characterized, as a rule, by the absence of both a fovea and a well-defined area. Nothing is visible to the naked eye excepting in a few cases, which will receive special mention. If sections of the eye however, are subject to the microscopical measurement, an oblong or oval region, slightly thicker than the rest of the retina, is found located on the temporal side and a little above the center. In fact, the whole upper half of the retina is somewhat thicker than the lower half in all fishes which I have examined. That region indicated above, however is the thickest, and I have designated it the area centralis“. (S. 482.) Dementsprechend führt Slonaker auch in der Übersicht Acanthias, Torpedo und einige andere Fische als Formen mit „oval area“ an. In der Tat lässt sich dagegen kaum etwas einwenden.

Was die Ganoiden betrifft, so hat Dogiel einen Unterschied im feineren Bau der Retina des Störs zwischen der Mitte des

Augengrundes und der Peripherie konstatieren können. — An einer Querschnittsserie durch den Kopf eines jungen *Lepidosteus* von 16,5 mm Länge finde ich die Retina in der Mitte etwas dicker als in der Peripherie; aber das will deshalb nicht viel sagen, weil geradeso wie ich dies schon im Jahre 1898 vom Axolotl gezeigt habe, die Differenzierung der Retina auch bei den Fischen in der Mitte des Augenhintergrundes beginnt und von hier nach der Peripherie weiterschreitet. Es könnte also immerhin später die Retina in der Peripherie ebenso dick werden als im Zentrum. Dagegen ist die Tatsache, dass hier, also gerade in der Gegend des scharfen oder schärfsten Sehens, die Differenzierung ihren Anfang nimmt, sowohl in physiologischer als phylogenetischer Hinsicht von grossem Interesse. Ich habe darauf schon in meiner ersten Linsenarbeit hingewiesen. — Was die Knochenfische betrifft, so liegen hier augenscheinlich sehr verschiedene Verhältnisse vor. Beim Seepferdchen (*Hippocampus*) glaubte Carrière (1885) eine runde Area mit kleiner Fovea gefunden zu haben; die Abbildung ist oft reproduziert worden, so erst unlängst wieder von Franz, obwohl schon vor langer Zeit H. Virchow, wohl mit Recht, sehr scharfe Kritik an sie gelegt hat (allerdings in Beziehung auf einen anderen Punkt; indessen macht die ganze Zeichnung keinen sehr vertrauenswürdigen Eindruck). Nach Krause (1889) soll auch bei der Seenadel (*Syngnathus*) eine runde Area mit kleiner Fovea vorhanden sein und Slonaker hat (1897) dasselbe für *Siphonostoma* behauptet, so dass also, wenn man den Angaben Vertrauen schenken dürfte, bei allen Lophobranchiern eine Area mit Fovea vorhanden wäre. Ausserdem haben Schiefferdecker (1884) für *Pleuronectes* und Gulliver (1868) für *Pagellus* eine Fovea beschrieben. In den meisten Fällen dürfte aber wohl bei den Knochenfischen eine längliche, horizontal gestellte Area in dem von Slonaker erwähnten Sinne vorhanden sein; dabei bleibt aber doch immer noch die Frage offen, ob nicht auch eine Area in Form eines horizontalen Bandes oder Streifens vorkommt. Die Untersuchungen reichen bisher noch nicht weit. Ich finde auf einer Querschnittsserie durch den Kopf einer jungen 3 cm langen Forelle folgendes: Die Retina hat auf den Schnitten, welche den Optikuseintritt, die Leiste (*Processus falciformis*) und den Linsenmuskel (*Campanula Halleri*) zeigen, in der Mitte des Augenhintergrundes eine Dicke von 0,195 mm; in einiger, aber geringer

Entfernung dorsal davon messe ich dagegen nur 0,157—0,165 mm. Die dickere Mitte geht ganz allmählich in die dünnere Umgebung über. Es scheint, dass auch hier die dickere Region die Form einer horizontal gestellten Ellipse oder vielleicht sogar eines horizontalen Bandes hat, worüber ich allerdings nichts Sicheres sagen kann. — Ein von dem gewöhnlichen abweichendes Verhalten findet man bei den Tiefseefischen, jedoch soll davon, da es für die Frage nach der Entstehung und Bedeutung der nasotemporalen Symmetrie ohne Belang ist, hier nicht die Rede sein.

Was die urodelen Amphibien betrifft, so liegen unsere Kenntnisse hinsichtlich regionärer Verschiedenheiten der Retina noch sehr im Argen. Nach Hulke (1867) soll bei *Salamandra atra* und *Triton cristatus* eine kleine Area vorhanden sein (nach Slonaker zitiert, bei Hulke selbst konnte ich die Angabe nicht finden); Chievitz hat eine solche bei *Salamandra maculosa* und *Triton punctatus* nicht finden können; ebensowenig Slonaker bei *Diemyctylus*. Dazu kann ich folgendes mitteilen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass *Salamandra maculosa* eine sehr schöne bandförmige, im horizontalen Meridian verlaufende Area centralis besitzt. Sie zieht über den Augengrund namentlich nach der temporalen Hälfte zu, liegt unmittelbar dorsal vom Optikuseintritt und springt sehr deutlich gegen den Glaskörper vor. Ich kann sie an Sagittal- und Querschnittserien von jungen Salamandern von 5,5 und 6,2 cm Länge sehr deutlich schon mit freiem Auge sehen. Auf den Sagittalschnitten, welche den Augengrund treffen, wird dieser durch den Streifen geradezu in eine dorsale und ventrale Hälfte geteilt. Ich bemerke ausdrücklich, dass von einer Schrumpfung und einer dadurch entstandenen Faltung keine Rede sein kann. Ich bin nach dieser Erfahrung überzeugt, dass bei allen Urodelen eine horizontale bandförmige Area nachzuweisen sein wird, wenn man nur mit Geduld und mit den geeigneten Methoden darnach sucht.

Was die Anuren betrifft, so kennt man sie vom Frosch seit langer Zeit. Dass *Rana esculenta* eine bandförmige Area besitzt, hat Chievitz im Jahre 1891 gefunden. Sie wurde seither oft gesehen und abgebildet. Das schönste Bild von ihr, sowie des ganzen Augenhintergrundes, gibt Gaupp in der Bearbeitung der Anatomie des Frosches (begründet von A. Ecker und R. Wiedersheim, III. Abteilung, 1904, S. 808). Er schreibt über sie und

die Area anderer anurer Amphibien: „... Die Area centralis retinae ist schon makroskopisch zu erkennen. Sie erscheint an der mit Salpetersäure behandelten Netzhaut von *Rana esculenta* in Form eines ca. 1—1,5 mm breiten horizontalen Streifens von gesättigt weisser Farbe, der in einer Entfernung von etwa 1 mm oberhalb des Optikuseintrittes quer durch die ganze Retina geht. Nasal wie temporal reicht er bis fast an die Ora optica; seine Grenzen gegen die übrige Netzhaut sind nicht scharf. Dieser von J. K. Chievitz entdeckten und beschriebenen Partie kommt ein besonders modifizierter Bau und wahrscheinlich ein besonders scharfes Sehvermögen zu. Bei *Rana fusca* ist sie ebenfalls vorhanden, jedoch nur schwach ausgebildet. Eine besondere Vertiefung, wie sie bei höheren Wirbeltieren (als Fovea centralis retinae) vielfach vorkommt, fehlt bei den Fröschen (*Bufo calamita* und *B. vulgaris* besitzen nach Chievitz eine Andeutung davon).“ An dem Bilde des Augenhintergrundes des Frosches ist auch die Form der Papilla nervi optici von Wichtigkeit. Diese liegt etwas temporal vom proximalen Pol, ist makroskopisch gut erkennbar und besitzt die Form eines länglichen schmalen Ovals, dessen Längsachse vertikal steht. Wen das Bild des Augenhintergrundes des Frosches, wie es bei Gaupp zu sehen ist, von der nasotemporalen Symmetrie der Retina nicht zu überzeugen vermag, ist überhaupt nicht zu überzeugen.

Was die Reptilien betrifft, so ist in allen Fällen, die daraufhin untersucht worden sind, eine Area, in vielen ausserdem auch eine Fovea gefunden worden. Schon im Jahre 1889 hat Chievitz die „streifenförmige Area mit der seichten rinnenförmigen Fovea“ des Alligators (*A. mississippiensis*) beschrieben. Eine ebensolche Area besitzt nach demselben Forscher auch das Krokodil. Nach Slonaker ist bei *Phrynosoma cornutum* die Area bandförmig, bei allen anderen Lacertiliern, ferner allen Schlangen und Schildkröten soll sie rund sein. Ich sage ausdrücklich „soll“, denn ich halte es durchaus nicht für ausgeschlossen, dass eine erneute daraufhin gerichtete Untersuchung die Area als bandförmig erweisen wird, wobei allerdings eine Stelle besonders ausgezeichnet und höher differenziert sein mag. Die Fovea wird bald als seicht, bald als tief bezeichnet. Eine auffallend tiefe Fovea besitzt nach Kallius Hatteria, was in Anbetracht der tiefen systematischen Stellung dieser Form ein besonderes Interesse bietet. Sehr tief

ist auch die Fovea der Chamaeleons, die schon Soemmering kannte und später H. Müller, Hulke und Ramón y Cajal beschrieben.

Was die Vögel betrifft, so verdanken wir auch hier das meiste, was wir über die Areae und Foveae derselben wissen, Chievitz (1891) und Slonaker (1897). Eine gute Zusammenstellung hat kürzlich Franz gegeben. Wir wissen durch Chievitz, dass bei den Vögeln meistens zum mindesten eine runde Area mit Fovea vorhanden ist; letztere ist beim Huhn und Perlhuhn allerdings sehr fraglich. Wie zuerst H. Müller gezeigt hat, kommt bei gewissen Vögeln ausser dieser einen, zentralen, noch eine zweite, laterale Fovea vor. Dies ist vor allem bei den Tagraubvögeln (die Eulen besitzen nur eine laterale Fovea) und einem Teil der Singvögel, vor allem den Schwalben, der Fall. Schon H. Müller hat die eine Fovea mit dem monokulären, die andere mit dem binokulären Sehen in Beziehung gebracht. Ausser der runden Area mit ihrer Fovea findet sich häufig eine streifenförmige, auf welcher dann stets die zentrale Fovea sitzt. Die streifenförmige Area liegt stets im horizontalen Meridian, wie bei den Amphibien und Reptilien, soweit eine solche vorhanden ist. Sie soll sich hauptsächlich bei solchen Vögeln finden, die ihre Nahrung am Erdboden suchen, und ausserdem bei Schwimmvögeln. In seltenen Fällen soll der streifenförmigen Area die Fovea fehlen. Bei den schnellsten aller Vögel, den Schwalben (dem Cypselus oder Segler und der Hirundo oder Schwalbe), sowie bei einer Möwe, Sterna (Seeschwalbe), findet sich sogar ausser den zwei Foveae, die denen der Tagraubvögel entsprechen, noch eine streifenförmige horizontale Area, die nach der Zeichnung Chievitz' mit einer Rinne versehen ist und die eine der beiden runden Foveae trägt. Wahrscheinlich mit Rücksicht auf die rinnenförmige Vertiefung der streifenförmigen Area spricht man auch von drei Foveae bei den genannten Vögeln, nämlich zwei runden und einer streifenförmigen. — Auf die anderen regionären Verschiedenheiten der Netzhaut der Vögel, so interessant sie namentlich in physiologischer und biologischer Hinsicht sind, gehe ich hier nicht ein, ich lasse daher auch die ungleiche Verteilung der farbigen Ölkugelarten der Zapfen ausser Betracht. Nur eine Tatsache will ich noch erwähnen, da sie auch für uns mit Rücksicht auf unsere späteren Erörterungen von Interesse ist. Hess hat gefunden, dass die

Netzhaut bei der Schwalbe in der ventralen Hälfte dünner ist als in der dorsalen, welche letztere beim Fliegen vorwiegend gebraucht wird. Wie ich in meiner Linsenarbeit gezeigt habe, zeigen die Schwalben den höchsten Grad der Differenzierung im Bau der Linse unter allen Vögeln; mit dieser Tatsache stimmt es ganz vorzüglich, dass auch ihre Retina den höchsten Grad der Differenzierung zeigt. —

Die ersten genauen Angaben über die Area der Säugetiere verdanken wir Chievitz. Nachdem schon im Jahre 1881 H. Müller ein paar kurze Angaben gemacht hatte, aus denen zu entnehmen war, dass bei den Säugetieren eine Area centralis vorkommt, und nachdem im Jahre darauf Ganser und 1887 Schwalbe die Area der Katze und die des Schafes entdeckt hatten, nahmen durch die schönen Arbeiten Chievitz' aus den Jahren 1889—1891 unsere Kenntnisse rasch einen grossen Aufschwung. In zweiter Linie ist die schon oft genannte Arbeit Slonakers (1897) hervorzuheben und endlich die im Jahre 1902 erschienene Abhandlung Zürns über die Retina und die Area centralis retinae der Haussäugetiere. So weit unsere bisherigen Kenntnisse reichen, dürften die Säugetiere der Mehrzahl nach eine streifen- oder bandförmige, horizontal verlaufende Area besitzen, also eine Area, die die entwicklungsgeschichtliche Grenzlinie zwischen den beiden Lappen der Retina in rechtem Winkel kreuzt. Eine geringe Zahl besitzt eine ovale oder rundliche Area wie der Mensch; ist sie oval, so steht wohl ausnahmslos der längere Durchmesser horizontal; nur eine verhältnismässig geringe Zahl scheint überhaupt keine Area zu besitzen. Es sind dies durchaus Tiere mit wenig scharfem Sehvermögen, vor allem nächtliche und Dämmerungstiere; so hat schon Chievitz angegeben, dass der Maus, der Ratte, der Feldmaus (*Arvicola*) und dem Igel die Area fehle; nach Slonaker fehlt sie auch den Fledermäusen. Dass der Maulwurf keine Area besitzt, ist wohl selbstverständlich. Ausser den genannten Tieren sollen auch der Dachs, das Meerschweinchen und die Spitzmaus (*Sorex*), die doch kaum zu den nächtlichen oder Dämmerungstieren zu rechnen sein dürften, keine Area besitzen. In manchen Fällen, in welchen ursprünglich eine runde Area, ähnlich der Macula lutea des Menschen, beschrieben wurde, wurde später eine bandförmige gefunden. So hatte schon Schwalbe die Area des Schafes als

einen runden Fleck beschrieben und ihm war auch Chievitz gefolgt; Slonaker dagegen beschreibt beim Schaf die Area als „a white band-like region, about 1—2 mm broad, extending horizontally across the retina“. Auch die Abbildung, die er gibt, lässt keinen Zweifel an der Existenz einer bandförmigen Area zu. Merkwürdigerweise aber sagt der letzte Untersucher Zürn, dass den „kleinen Wiederkäuern“ (darunter sind Schaf und Ziege gemeint), eine streifenförmige Area fehle (l. c. S. 124). Er beschreibt nur die schon von Schwalbe gesehene „runde“ Area; es handelt sich aber zweifellos auch bei dieser „runden“ Area um eine ovale, wie aus der Angabe hervorgeht, dass sowohl beim Schaf als bei der Ziege der „sagittale Durchmesser“ — darunter ist der vertikale gemeint — um ein wenig geringer sei als der grösste horizontale. Beim Fuchs soll die Area nach Chievitz rund sein, nach Slonaker stellt sie ein horizontales Band unmittelbar über dem Optikuseintritt dar. Beim Hund, wo Chievitz gleichfalls eine runde Area beschrieben hat, eine Angabe, die von Zürn bestätigt wird, soll nach Slonaker die Verteilung der Blutgefässe der Retina eine streifenförmige Area andeuten. Bei der Katze hat Ganser eine runde Area beschrieben und ihm war Chievitz gefolgt; Slonaker beschreibt eine „area-like region“ von ungefähr länglicher Form; indessen ist seine ganze Beschreibung recht unbestimmt und unsicher. Sicher und unbestritten band- oder streifenförmig ist die Area beim Kaninchen und der Feldmaus, beim Rind, Kameel, Schwein und Pferd; die instruktivsten Abbildungen finden sich bei Chievitz. Von der Area oder „Sehleiste“ des Kaninchens liegen, wie schon früher erwähnt, zahlreiche Abbildungen vor. Eine sehr sorgfältige Abbildung des Augenhintergrundes des Rindes gibt Zürn. Diese ist noch deshalb von grossem allgemeinen Interesse, weil sie ausser der schon lange bekannten horizontalen Area auch noch die „runde oder laterale“ Area zeigt. Diese liegt, wie aus der Figur zu entnehmen ist, innerhalb des horizontalen Bandes, als welches die horizontale Area erscheint und stellt allem Anschein nach eine besonders differenzierte Stelle derselben dar. Zürn sagt von der streifenförmigen Area, sie liege „dicht oberhalb der Tapetgrenze, etwa in der Mitte zwischen den beiden von der Papille ausgehenden, horizontal verlaufenden Gefässen und den beiden ersten in horizontaler Richtung abtretenden Zweigen des

dorsalen Gefäßstammes. Sie erstreckt sich als ein etwa 1 mm hoher Streifen quer durch die ganze Retina. Ihre Richtung ist eine solche, dass sie, wenn man den ganzen Kopf von der Seite her betrachtet, einen nach hinten offenen Winkel von 50° mit der vorderen Profilinie des Gesichtes bildet. Dieselbe Richtung hat der längste Durchmesser der elliptischen Pupille, sowie der ebenfalls oblongen Cornea (Chievitz)⁴ (S. 221). Diese Stellung der streifenförmigen Area, sowie der Cornea und Pupille ist, wie wir noch sehen werden, in physiologischer und biologischer Hinsicht wichtig. Von der „runden“ Area sagt er, dass sie „lateral und etwas nach oben von der Mitte der Papille und 6,5 bis 7 mm medial des Übergangssaumes“ liege. „Ihr horizontaler Durchmesser beträgt 2—2,5 mm, ihr sagittaler 1,3 bis 1,5 mm“; die „runde Area“ ist also ebensowenig wie die des Schafes rund, sondern gleichfalls oval. Aber nicht bloss beim Rind, sondern auch bei allen anderen untersuchten Haussäugetieren (dem Pferd, Schwein, Schaf, der Ziege, dem Hund und der Katze) konnte Zürn „eine runde Area centralis für binokulares Sehen“ finden. Es darf also wohl daraus geschlossen werden, dass überall eine bestimmte Stelle des horizontalen Streifens einen höheren Grad von Differenzierung aufweist. „Ein, analog der Fovea centralis der menschlichen Netzhaut, stäbchenfreies Gebiet findet sich nur innerhalb der Area centralis einiger, erfahrungsgemäss besonders scharfsichtiger Hunderassen (Rattler, Jagdhunde), während andere Hunderassen (insbesondere die Erdhunde) nur eine geringgradig ausgebildete Area centralis aufweisen. Im Bereiche des Zapfengebietes der genannten Hunderassen ist die Membrana limitans externa eingebuchtet. Desgleichen fand ich eine Fovea centralis externa in der Mitte der Area centralis der Katze, woselbst die Zahl der Sehzellen nahezu auf die Hälfte reduziert ist.“

Endlich erwähne ich, dass eine längliche (oblonge) Area beim Murmeltier, mehreren Eichhörnchenarten, dem Backenhörnchen, lauter Nagern, und bei dem zu den Musteliden, also den Karnivoren, gehörenden Stinktief (Mephitis) beobachtet wurde. Eine runde Area endlich zeichnet alle Primaten aus und wurde ausserdem auch bei einer Anzahl von Karnivoren, darunter dem Hermelin und dem Seehunde, gefunden. —

Wenn nun auch die regionale Differenzierung der Retina auf den ersten Blick mit unserer Frage nach der bilateralen oder

nasotemporalen Symmetrie der Retina nichts zu tun zu haben scheint, so hat sie doch zweifellos einen physiologischen oder biologischen Grund, und da, wie wir sehen werden, auch die nasotemporale Symmetrie auf bestimmte biologische Momente zurückzuführen ist, so besteht zwischen beiden, wenn auch indirekt, ein ganz bestimmter Zusammenhang.

Wir haben bisher nur die Pars optica retinae in Betracht gezogen. Die Konfiguration der Pars caeca ist natürlich ganz und gar von der Art der Differenzierung des Ciliarringes und der Iris abhängig und kann nur im Zusammenhang mit diesen beurteilt werden. Nun hat uns vor allem Hess eine Reihe ganz prachtvoller Bilder des Ciliarringes und der Iris von Wirbeltieren aller Klassen mitgeteilt. Mag man den vorderen Augenabschnitt eines Haifisches (*Scyllium catulus*, Katzenhai), oder eines Knochenfisches (*Zeus faber*, Petersfisch) oder eines Salamanders (*Salamandra maculosa*) oder einer Kröte (*Bufo aqua*), oder eines Alligators oder endlich sogar einer Taube betrachten, stets fällt uns auf den ersten Blick die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Bildes ins Auge. Die Art der Anordnung und Verteilung der Ciliarfortsätze, die Leiste bei den Hai- und Knochenfischen, die Form der Iris und der Pupille der Amphibien, die Knötchen am unteren und oberen Rand der Pupille, sowie manche an die früher bestandene fötale Augenspalte erinnernde Erscheinung am Auge der Fische und Amphibien legen Zeugnis für die naso-temporale Symmetrie ab. Hierher gehören z. B. die „Papille“ des Ciliarringes der Haifische, die den rudimentären Linsenmuskel trägt, und der ventrale Pupillarknoten der Amphibien; der dorsale Knoten der Anuren kann natürlich mit der fötalen Augenspalte nichts zu tun haben. Zwei sehr schöne Bilder des vorderen Bulbussegmentes des Frosches teilt Gaupp mit (l. c. S. 794 und 795); beide betreffen *Rana esculenta*; das eine zeigt das vordere Bulbussegment eines „sehr grossen“, das andere das eines „mittelgrossen“ (8 cm langen) Tieres. Über das Corpus ciliare schreibt Gaupp u. a.: „Seine proximale Begrenzungslinie, die durch die Ora optica retinae gebildet wird, verläuft zirkulär und im wesentlichen parallel zum Äquator, weicht jedoch dadurch von der genauen Kreisform ab, dass sie in ihrem temporalen und nasalen Abschnitt mehr geradlinig von oben nach unten ver-

läuft. (Dadurch schon wird die Form bilateral symmetrisch, wie ein Blick auf die Figuren Gaupps zeigt. R.) Auch kann die Begrenzungslinie in ihrer unteren Hälfte etwas stärker nach unten ausladen, als der Kreisform entspricht. Dadurch wird die Breite der Oberfläche des Corpus ciliare (d. h. der Abstand zwischen der Ora optica und dem ciliaren Irisrand) sehr ungleich: oben und unten in der Mitte ist die Breite am bedeutendsten, temporal ist sie erheblich geringer und nasal wird sie ganz klein“. Die Asymmetrie zwischen temporaler und nasaler Seite ist so gering, dass sie beim ersten Blick auf die Bilder gar nicht in die Augen fällt. Das gilt auch von der Verschiedenheit in Beziehung auf die Länge der Ciliarfortsätze, die Gaupp sehr genau beschreibt. Interessant ist ferner auch die verschiedene Verlaufsrichtung der Ciliarfortsätze an der dorsalen und ventralen Seite; auch sie weist auf eine bilaterale Symmetrie hin. Kleine Unregelmässigkeiten in der Länge der Falten an der nasalen und temporalen Seite sind nicht imstande, dieses Bild der Symmetrie zu stören. — Ganz besonders lehrreich sind auch die Bilder, die Tretjakoff (1906) von der vorderen Bulbushälfte einer 60 mm langen, kurz vor der Metamorphose stehenden Larve einer *Rana esculenta* und andererseits von derjenigen eines erwachsenen Frosches gegeben hat. Beide zeigen deutlich eine bilaterale oder naso-temporale Symmetrie und doch sind beide voneinander so verschieden als nur möglich; die Verschiedenheit kommt sowohl in der Form der Pupille als in dem Verlauf und in der Anordnung der Ciliarfalten zum Ausdruck. Beide Bilder zeigen die Pupillarknoten. Tretjakoff, der die Entwicklung der beiden Knoten genau verfolgt hat, sagt ausdrücklich, dass der ventrale Pupillarknoten ein „Derivat der Augenblasenspalte“ sei.

Gegenüber dieser ganz zweifellosen Symmetrie kommen die Abweichungen kaum ernstlich in Betracht. Es gibt keine bilaterale Symmetrie oder Eudipleurie im Sinne Haeckels (vgl. die „Generelle Morphologie“), die nicht eine Störung erleiden könnte. Nicht bloss ein Organismus als Ganzes, sondern auch jedes einzelne eudipleure Organ kann mehr oder weniger asymmetrisch werden. Man denke nur an die Pleuronektiden, bei denen die ursprüngliche Symmetrie einer höchst merkwürdigen Asymmetrie Platz gemacht hat. Niemand wird behaupten wollen, dass die Pleuronektiden ursprüngliche Formen

seien und dass ihre Dysdipleurie der Eudipleurie der übrigen Knochenfische vorausgegangen sei; geradeso, wie niemand behaupten wird, dass die Dysdipleurie des Schneckenkörpers eine primäre, ursprüngliche Erscheinung sei. Ich wollte dies vorausschicken, weil mir scheint, als habe sich M. Nussbaum durch gewisse Störungen der Symmetrie der Pars ciliaris retinae verleiten lassen, die Asymmetrie als etwas Primäres anzusehen und ihr eine grössere Bedeutung einzuräumen, als ihr zukommt. Wenn z. B. beim Huhn das Corpus ciliare an der temporalen Seite um 2 mm breiter ist als an der nasalen, und etwas Ähnliches, wenn auch in geringerem Grad an der Taube zu beobachten ist, so liegt darin kein Grund vor, an der Symmetrie des ganzen Auges zu zweifeln. Ganz ähnliche Beobachtungen, wie sie Nussbaum hinsichtlich der Vögel mitteilt, hat Hess, abgesehen von zahlreichen anderen hierher gehörigen Tatsachen, auch hinsichtlich der Säugetiere mitgeteilt. So bildet er die vordere Bulbushälfte einer Fischotter (*Lutra*) ab, die dieselbe Asymmetrie des Ciliarkörpers aufweist, die Nussbaum beim Huhn und der Taube gefunden hat. Übrigens erzählt Nussbaum selbst, dass O. Schultze beim Menschen eine entschiedene Asymmetrie des Ciliarkörpers nachgewiesen habe, indem er darauf hinwies, dass hier die Ora serrata auf der nasalen Seite ungefähr 1 mm weiter nach vorn reicht, als auf der temporalen. Und kommt schliesslich nicht auch in der nicht genau zentralen Stellung der Pupille des Menschen eine Asymmetrie zum Ausdruck? Wie mir scheint, ist auf die nasotemporale oder bilaterale Symmetrie der vorderen Bulbushälfte, die im vollen Einklang mit der früher betrachteten Symmetrie der Pars optica retinae steht, um so grösseres Gewicht zu legen, als die Untersuchungen Hess' gezeigt haben, dass genau dieselbe Symmetrie auch dem Cephalopodenaugen zukommt. Das Bild des vorderen Abschnittes eines Octopus-Auges, von rückwärts gesehen, das er auf Seite 276 seiner vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes (1912) nach einer früher von ihm gegebenen Darstellung reproduziert, lässt ohne weiteres erkennen, dass dieselben Bildungsgesetze, die dem Auge der Wirbeltiere zu Grunde liegen, die es zu dem gemacht haben, was es ist, auch dem höchstentwickelten Auge der Wirbellosen, soweit diese Augen den Typus der Wirbeltieraugen besitzen, Form und Bau aufgeprägt haben.

Zum Schluss will ich noch ein paar Worte über die Gefässe des Auges sagen. Von der *Arteria centralis retinae* der Säugetiere war bereits die Rede; es hat sich gezeigt, dass die Art ihrer Verästelung, mag sie was immer für einem Typus (dem der Primaten, der Ungulaten, der Karnivoren oder sonst einem) folgen, mit der naso-temporalen Symmetrie des Auges in vollem Einklang steht. Nun ist die *A. centralis retinae*, wie man seit langem weiss (vgl. darüber Leber) und auch oben erwähnt wurde, ein ziemlich spät entstehender Ast der *A. hyaloidea*. Bei den anderen Wirbeltieren kommt, wie schon erwähnt wurde, eine der *A. centr. retinae* genau entsprechende Arterie nicht vor, auch dann nicht, wenn die Retina, wie beim Aal, sehr reich vaskularisiert ist. Dagegen zeigt die *A. hyaloidea* zuweilen eine sehr reichhaltige Verzweigung und lässt in dieser eine naso-temporale Symmetrie ganz unverkennbar zur Schau treten, geradeso wie eine solche auch in den Venen der *Membrana hyaloidea* zum Ausdruck kommt. Das Meiste und Beste, was wir über die Glaskörpergefässe der niederen Wirbeltiere wissen, verdanken wir bekanntlich H. Virchow. Es kann natürlich nicht meine Aufgabe und Absicht sein, hier im einzelnen auf diese Untersuchungen, die sich über viele Jahre, ja über mehrere Jahrzehnte erstrecken, einzugehen, sondern ich muss mich begnügen, einige für unsere Frage besonders wichtigen Ergebnisse kurz hervorzuheben. In seiner grossen zusammenfassenden Arbeit über „Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefässe im Glaskörperraum von Wirbeltieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen“ in Merkel-Bonnets „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ (X. Bd. 1900—1901) sagt er bei Besprechung der inneren Augengefässe der Knochentische: „Häufig ist in der Anordnung der oberflächlichen Glaskörpergefässe von Fischen, obwohl dieselben eine sphärische Oberfläche zu bedecken haben, die bilaterale Symmetrie sehr deutlich ausgeprägt, d. h. Symmetrie zwischen der nasalen und temporalen Seite, z. B. beim Aal und einigen Cyprinoiden; in anderen Fällen ist eine sehr ausgesprochene Asymmetrie, d. h. nicht Regellosigkeit, sondern Abänderung einer Symmetrie, die zu Grunde liegt, vorhanden, wie bei Conger“ (S. 779—780; im Original nur zum Teil gesperrt gedruckt). Aber auch bei den Amphibien liegen

Verhältnisse vor, die nicht ganz ohne Beziehung zur naso-temporalen Symmetrie des Auges zu sein scheinen. Bekanntlich fehlen bei den Urodelen innere Augengefäße vollständig. Dagegen sind sie bei den Anuren sehr wohl entwickelt; hier wurden sie durch Hyrtl (1861) bekannt. Seither wurden sie oft beschrieben und sind, wie H. Virchow sagt, „ein besonders beliebtes Objekt für ophthalmoskopische Untersuchungen“ geworden. Die genaueste Darstellung der Gefäße der Hyaloidea des Frosches hat H. Virchow gegeben. Seine sehr übersichtliche Abbildung ist u. A. auch in die „Anatomie des Frosches“ von Gaupp übergegangen. Wenn nun auch die Ringgefäße der Hyaloidea eine sehr auffallende Asymmetrie zur Schau tragen, so scheint sich mir doch in der ganzen Konfiguration des Wurzelgebietes des dritten „Astes“ der Vena hyaloidea, „welcher in der Gegend des hinteren Poles entsteht und an der ventralen Seite nach vorn fließt“, eine entschiedene naso-temporale Symmetrie auszuprägen. Die Störung der Symmetrie und die daraus hervorgehende Asymmetrie der beiden vorderen Venen, sowie der beiden Äste der Arterie mag in, uns in ihren ursächlichen Momenten noch nicht bekannten Wachstumsverhältnissen des Auges oder seiner Umgebung den Grund haben. So sagt z. B. der jüngste Untersucher der Gefäße, Tretjakoff, in seiner Arbeit über die vordere Augenhälfte des Frosches: „Die unsymmetrische Entwicklung der Irisarterien, der Arterien und Venen des Glaskörpers (im Original nicht gesperrt gedruckt) erfolgt infolge eines ungleichmässigen Wachstums der verschiedenen Augenquadranten in der Embryonalperiode“. Die Frage geht eben dahin, was die Ursache dieses ungleichmässigen Wachstums sei.

Was endlich noch die Gefäße der Chorioidea betrifft, so will ich nur die zusammenfassenden Schlussworte H. Virchows aus seiner in den „Ergebnissen“ enthaltenen grossen Arbeit hierher setzen. Sie lauten: „Das Ergebnis aller dieser Untersuchungen scheint mir das zu sein, dass die Chorioidea der Wirbeltiere zwei Arterien im horizontalen Meridian, eine nasale und eine temporale, und zwei Venen im senkrechten Meridian, eine dorsale und eine ventrale besitzt.“ Er hebt dann hervor, dass dieses „typische Bild“ Abänderungen von mehr sekundärer Bedeutung erfahren kann. In der Tat kann ja auch das Gefässgebiet der Chorioidea des

Menschen sehr leicht durch eine der entwicklungsgeschichtlichen Grenze der beiden Hälften des Auges entsprechende Vertikalebene in eine nasale und temporale Hälfte geteilt werden. Die zwei primären Venen, von denen die eine an der dorsalen, die andere an der ventralen Seite verlief, sind nur beim Menschen in je zwei Venen aufgelöst. Die zwei aus dieser Auflösung entstandenen dorsalen Venen gehören den dorsalen, die zwei ventralen den ventralen Quadranten des Bulbus an. Dieses für den Menschen typische Bild kann dann freilich noch eine leichte Störung durch die Auflösung einer oder zweier Venen erleiden, wie dies beim Menschen bekanntlich oft beobachtet wird. Es verdient hier ganz besonders hervorgehoben zu werden, dass H. Virchow der erste und bisher auch der einzige war, der vollkommen klar die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges, allerdings nur, soweit die Blutgefäße in Betracht kommen, erkannt hat. Ganz allgemein bekannt ist das höchst instruktive „Schema der Gefäßverbreitung in der Chorioidea vom proximalen Pol aus gesehen“, das er in seiner Arbeit über die Gefäße im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosch vor 35 Jahren gegeben hat und das auch in die Darstellungen Gaupps und Franz' übernommen worden ist. Hier teilt eine Symmetrieebene, die die Eintrittsstelle des Optikus nur ein klein wenig seitlich lässt, das Gefäßgebiet der Chorioidea in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften: eine nasale und eine temporale.

Gewiss ist auch manchem anderen Beobachter schon früher etwas von der nasotemporalen Symmetrie des Wirbeltierauges aufgefallen: es ist auch kaum denkbar, dass sie bei der Untersuchung der vorderen Bulbushälfte nicht hätte bemerkt werden sollen. Aber man hat sich, wie mir scheint, allzusehr an solche Dinge gehalten, welche die Symmetrie zu stören geeignet sind, als dass man das Gesamtbild auf sich hätte einwirken lassen: auch stand der vollen Erkenntnis der nasotemporalen Symmetrie im Wege, dass man nicht die Gesamtheit der Erscheinungen kannte, dass vor allem anderen nichts von der embryonalen Lappung der Retina, die doch die Grundlage des ganzen Auges bildet, bekannt war.

Und nun erhebt sich die Frage: Wenn, wie es jetzt feststeht, das Wirbeltierauge bilateral symmetrisch gebaut ist, wenn es,

mit anderen Worten, durch eine vertikale Symmetrieebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften, eine nasale und eine temporale, zerlegt werden kann, wie ist diese Symmetrie entstanden, was hat sie für eine Bedeutung? Dass die Ursache eine physiologische sein muss, dass sie begründet sein muss in der Lebensweise und den Lebensbedingungen der Wirbeltiere überhaupt und der tiefststehenden unter ihnen, die die Verhältnisse der Vorfahren der Wirbeltiere am reinsten widerspiegeln, im besonderen, braucht wohl kaum näher erörtert zu werden.

Bevor wir aber an die Beantwortung dieser Frageherantreten, ist es wichtig, uns über die Stellung der Augen im Körper der Fische, vor allem der tiefststehenden unter ihnen, Rechenschaft zu geben. Bekanntlich hat Gegenbaur die Selachier für die tiefststehenden gnathostomen Wirbeltiere gehalten, ja er scheint der Ansicht gewesen zu sein, dass die Cyklostomen durchweg rückgebildete Formen darstellen. Mag nun die Ansicht Gegenbaur's richtig sein oder nicht, daran, dass den Selachiern eine sehr tiefe Stellung im Stamme der Wirbeltiere, vor allem der Gnathostomen, zukommt, kann wohl kein Zweifel sein. Nun sagt Franz in einer grossen Arbeit „Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Stellung des Selachierauges“ unter der Überschrift: „Lage des Auges im Kopf“: „Die Lage des Auges im Kopf ist stets eine ausgesprochen seitliche, die Augenachse ist meist gar nicht oder nur sehr wenig nach vorn und oben gerichtet. Eine Ausnahme bildet *Squatina* mit einer Augenachse, die im Winkel von 45° gegen die Horizontale seitlich aufwärts gerichtet ist. Die seitliche Lage des Auges ist bei Fischen im allgemeinen überall zu finden, sie schützt das Auge vor dem Druck des beim Schwimmen zu durchteilenden Wassers. Trotz dieser Lage erlaubt die Wölbung der Cornea im Verein mit der periskopischen Eigenschaft der Linse in allen Fällen das Blicken in der Vorwärtsrichtung, wenn das Auge nur ein wenig entweder durch seine natürliche Lage oder durch einen geringen Muskelzug nach vorwärts gerichtet ist.“ (S. 829.) Ich habe früher von der Stellung der Augen bei eben ausgeschlüpften und bei 6 Tage alten Störlarven gesprochen. Wir haben gesehen, dass die Augenachsen etwas schief nach aussen vorn und oben gerichtet sind; die Richtung nach oben ist auffallender als die nach vorn. Leider bin ich gegenwärtig

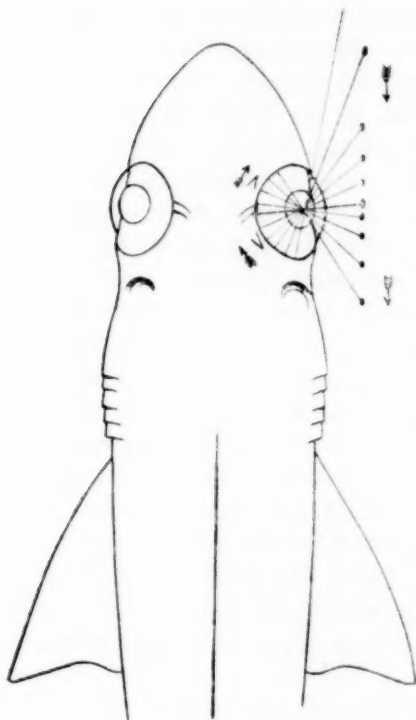
ausserstande, zu erfahren, wie die Augen bei älteren oder erwachsenen Tieren stehen. In Anbetracht des Umstandes, dass die Störe zweifellos gleichfalls eine sehr tiefe Stellung unter den Fischen einnehmen, wäre es nicht unwichtig, dies zu wissen. Nun sind die Acipenseriden, wie unter anderem G ü n t h e r in seinem „Handbuch der Ichthyologie“ 1886 mitteilt, entweder gänzlich auf das Süsswasser beschränkt, oder sie bringen, um zu laichen, nur einen Teil des Jahres in Flüssen zu. Zu den letzteren gehört auch *Acipenser sturio*, der zur Zeit der Fortpflanzung unter anderem in die Elbe und die Flüsse Holsteins, von denen einer von sehr kurzem Lauf, aber grosser Breite und Tiefe geradezu den Namen Stör führt, hinaufsteigt. Der Stör besitzt an der Unterseite der Schnauze vier in einer Querreihe angeordnete, sehr mächtige Bartfäden. Anlagen davon findet man schon bei den eben ausgeschlüpften, jungen Larven; sie stellen hier vier plumpe, relativ grosse papillenartige Zapfen dar, die zusammen einen flachen, mit der Höhlung nach hinten sehenden Bogen bilden. Schlanker und länger sind diese Barteln bei den 6 Tage alten Larven. Sie sind hier schon mit sehr zahlreichen Hautsinnesorganen übersät; allererste Spuren von solchen sieht man übrigens auch schon an den jungen Larven. Ausserdem sind schon bei diesen sehr dicke Nerven in den Anlagen der Bartfäden vorhanden.

Barteln scheinen auf gründelnde Lebensweise zu deuten, wie denn auch unter den Physostomen die Welse, bei denen die Bartfäden ganz besonders gut entwickelt sind, fast durchwegs Süsswasserformen sind, oder aber, wenn sie, was selten ist, im Meere leben, sich sehr nahe an der Küste aufhalten (vgl. darüber G ü n t h e r). Die Störe können sicher das, was sie mit ihren Bartfäden tasten, nicht sehen. Die Bartfäden dienen eben zum Tasten auf dem Boden. Die Störe sehen sicher nur wenig, wenn überhaupt, in der Richtung nach unten; am besten sehen sie nach vorn, aussen und oben. Schon bei der Untersuchung meiner Schnittserien von jungen Haifischen und Knochenfischembryonen ist mir der Gedanke gekommen, dass die Fische besser nach oben als nach unten sehen dürften. Dies ist auch nach ihrer Lebensweise sehr begreiflich und verständlich. Wie erwähnt, hat Hess gefunden, dass bei den Schwalben die Netzhaut in der dorsalen Hälfte dicker ist als in der ventralen. Er hat daraus den Schluss gezogen, dass sie nach unten besser sehen als nach oben; auch das wird aus der Lebensweise ohne

weiteres verständlich. Wie sehr auch bei den Fischen die Lebensweise die Stellung und Bewegung der Augen beherrscht, zeigt kaum ein Tier besser als der Schlammpringer, *Periophthalmus*, mit seinen weit nach oben aus dem Kopf hervortretenden Augen. Sein Sehvermögen, vor allem mit Rücksicht auf das Verhalten der Refraktion und Akkommodation, hat Hess zum Gegenstand sehr sorgfältiger und interessanter Untersuchungen gemacht. Über die Lebensweise von *Periophthalmus* schreibt Hess u. a.: „Der merkwürdige Fisch lauert meist in der Weise auf Beute, dass der Körper unter der Wasseroberfläche verborgen bleibt, während die weit nach oben aus dem Kopf hervorstehenden Augen wie die Periskope der Unterseeboote allein über den Wasserspiegel hervorragen“. Die Abbildung, die Hess beigegeben hat, „lässt erkennen, wie beträchtlich der binokulare Gesichtsräum bei diesen Fischen ist“. „Die Vorderrücken“, heisst es dann weiter, „sind zu fussartigen Gebilden verwandelt, die dem Tier ermöglichen, bei Ebbe auf dem feuchten Schlamm mit überraschender Schnelligkeit Käfern etc. nachzujagen.“ Diese Lebensweise, die Art und Weise, die Beute zu erjagen, sowie auch die Abbildung bei Hess lassen keinen Zweifel darüber zu, dass auch bei *Periophthalmus*, wie wohl bei den meisten Fischen, ja den meisten Tieren überhaupt, das Sehen innerhalb der Horizontalebene weit aus das Wichtigste ist. Daher hat denn auch die Stellung der Augen, wie sie junge Störe zeigen, so interessant und lehrreich sie für den speziellen Fall sein mag, doch nur eine mehr nebensächliche Bedeutung.

Ein Fisch erjagt seine Beute hauptsächlich in horizontaler Richtung, jedenfalls nicht vertikal nach oben oder unten und dementsprechend sind denn auch seine Augen für die Horizontalebene eingestellt und in dieser am empfindlichsten. Es ist für unsere Betrachtung ganz gleichgültig, ob wir annehmen, der Fisch schwimme der Beute entgegen, oder die Beute werde von der Strömung gegen ihn getrieben. Nehmen wir letzteres an und denken wir uns, es würde von der rechten Seite her die Beute angeschwommen kommen (Textfig. 5). Das Bild der Beute wird auf der Retina einen ganz bestimmten Weg beschreiben: Es wird zunächst weit hinten und aussen in der Nähe der Grenze der Pars optica auf der temporalen Seite erscheinen, dann, je näher die Beute herankommt, mehr und mehr gegen die Mitte

des Augengrundes rücken, dabei immer grösser und grösser werden, bis es endlich, in der Mitte des Augengrundes angekommen, seine maximale Grösse erreicht. Von hier an wird das Bild über die nasale Hälfte nach vorn wandern,



Textfig. 5.

bis es weit vorn und aussen, an der Grenze der Pars optica angekommen, verschwindet. Wir können also durch die Mitte des Augengrundes mitten zwischen nasaler und temporaler Hälfte der Retina eine senkrechte Ebene durch das Auge legen. Diese Ebene ist die Grenzebene zwischen steigender und abfallender oder wachsender und sinkender Bildgrösse (vgl. die Figur) und zugleich die Grenze zwischen nasalem und temporalem Sehappen, nasaler und temporaler Augenhälfte. So scheint sich uns also die ganze nasotemporale oder bilaterale Symmetrie in überaus einfacher Weise zu erklären.

Ebenso erklärt sich aber auch die Tatsache, dass überall, wo eine Sehleiste, eine streifen- oder bandförmige Area centralis vorkommt, beim Salamander und Frosch ebenso wie beim Schwein, Kaninchen oder Rind, diese horizontal, also zugleich senkrecht auf die Trennungsebene zwischen nasaler und temporaler Hälfte der Retina, verläuft. Erst, wenn der Blick sozusagen freier wird, wie bei den Primaten mit Inbegriff des Menschen unter den Säugetieren und den Raubvögeln und Schwalben unter den Vögeln tritt an die Stelle eines horizontalen Streifens ein einfacher runder oder ovaler Fleck mit besonders differenzierter

Stelle des schärfsten Sehens. Ja, bei höchst entwickeltem Sehvermögen können sogar zwei derartige Stellen zur Ausbildung kommen, von denen die eine vielleicht dem monokularen, die andere dem binokularen Sehen zu dienen hat.

In meiner Monographie über den Bau und die Entwicklung der Linse habe ich gezeigt, welch tiefgehenden Einfluss die Lebensweise eines Tieres, vor allem die Art, Richtung und Schnelligkeit seiner Bewegung, auf den Bau und die Entwicklung der Linse ausübt. Hier zeigt sich das gleiche für den Bau und die Entwicklung der Retina, wie des ganzen Auges.

Leipzig, Mitte Juli 1916.

Literaturverzeichnis.

(Ausser den hier angeführten Arbeiten kommen noch mehrere bereits im Text mit Titelangabe und Angabe der Zeit und des Ortes ihres Erscheinens erwähnte in Betracht.)

- L. Bach und R. Seefelder: Atlas zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. 3 Lieferungen. Leipzig, Engelmann, 1911—1914.
- Th. Boveri: Über die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904.
- J. H. Chievitz: Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1889, Suppl.
- Derselbe: Über das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Jahrg. 1891.
- H. Curschmann: Lehrbuch der Nervenkrankheiten. Darin Liepmann: Über Hemianopsie. 1909.
- A. Dogiel: Die Retina der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat., 22. Bd., 1883.
- M. Duval: Atlas d'Embryologie. Paris 1889.
- V. Franz: Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jen. Zeitschr. f. Naturw., 40. Bd., 1905.
- Derselbe: Der feinere Bau des Processus falciformis im Auge der Knochenfische. Arch. f. vergl. Ophthalm. Herausgeb. von Gustav Freytag. I. Jahrg., 1910.
- Derselbe: Sehorgan. VII. Teil des Lehrbuchs der vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere. Herausgeg. von A. Oppel, Jena 1913.
- Derselbe: Histogenetische Theorie des Glaskörpers. Arch. f. vergl. Ophthalm. Herausgeg. von Gustav Freytag. 3. Jahrg., 1913.
- A. Froiep: Über die Entwicklung des Sehnerven. Anat. Anzeiger 1891, VI. Jahrgang.
- Derselbe: Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere. In: O. Hertwig: Handbuch der vergl. u. experim. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere, II. Band, II. Teil, 1906.

- E. Fuchs: Lehrbuch der Augenheilkunde, 9. Aufl., 1903.
- E. Gaupp: Anatomie des Frosches. 3. Abt., 2. Aufl., 1904.
- C. Hess: Beiträge zur Kenntnis regionärer Verschiedenheiten der Netzhaut und des Pigmentepithels in der Wirbeltierreihe. Arch. f. vergl. Ophthalmol., I. Bd., 1910.
- Derselbe: Beiträge zur vergleichenden Akkommodationslehre. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. allgem. Zoologie und Physiologie der Tiere, 30. Bd., 1911.
- Derselbe: Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Ciliarringes. Festschr. z. 60. Geburtstage Spengels, 3. Bd., 1912, Suppl. 15 der Zool. Jahrb.
- Derselbe: Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes. Abdruck aus dem Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgeg. von H. Winterstein, Bd. 4, 1912.
- J. Hirschberg: Zur vergleichenden Ophthalmoskopie. Arch. f. Physiologie. Herausgeg. von E. du Bois-Reymond, Jahrg. 1882.
- J. W. Hulke: On the Retina of Amphibia and Reptiles. Journ. of Anat. and Phys., I. Vol., 1867.
- E. Kallius: Über die Fovea centralis von *Hatteria punctata*. Anat. Anz., Bd. 14, 1898.
- F. Keibel: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa dom.*). I. Heft der von Keibel herausgegebenen Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1897.
- Derselbe und K. Abraham: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes. II. Heft der Normentafeln. Jena 1900.
- L. Kessler: Zur Entwicklung des Auges. Leipzig 1877.
- A. Kölliker: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1879.
- W. Krause: Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht. 2. Aufl., 1884.
- Derselbe: Die Retina. II. Die Retina der Fische (Forts.). Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Histologie, Bd. III, 1886.
- E. Krückmann: Über die Entwicklung und Ausbildung der Stützsubstanz im Sehnerven und in der Netzhaut. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde. Herausgeg. von Axenfeld und Uthoff. 14. Jahrg., 1906. (Neue Folge, I. Bd., Februar—März.)
- W. Kühne: Über den Schpurpur. Untersuchungen aus dem physiologischen Institut der Universität Heidelberg, I. Bd., 1878.
- Th. Leber: Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. Handbuch der ges. Augenheilkunde von Graefe-Saemisch, II. Aufl., 2. Bd., 2. Abt., Leipzig 1903.
- M. v. Lenhossék: Die Entwicklung des Glaskörpers. Vorgelegt der ungarischen Akademie der Wissenschaften am 20. Oktober 1902. Leipzig 1903.
- Derselbe: Die Entwicklung und Bedeutung der Zonulafasern nach Untersuchungen am Hühnchen. Arch. f. mikr. Anat., 77. Bd., Abt. I, 1911.
- Derselbe: Die Entwicklung und Bedeutung der Zonula ciliaris. Verhandl. d. Anat. Ges. auf der 25. Versammlung in Leipzig, 1911. (Ergänzungsheft zu Bd. 38 des Anat. Anz.)

- G. Lindsay Johnson: Contributions to the Comparative Anatomy of the Mammalian Eye, chiefly based on Ophthalmoscopic Examination. Philos. Transact. Royal Society of London. Series Vol. 194, London 1901.
- Derselbe: Ein Versuch zur Klassifizierung der Säugetiere, Reptilien und Amphibien in Familien und Ordnungen nach den ophthalmoskopischen Erscheinungen des Augenhintergrundes und den während des Lebens auftretenden Graden der Exophorie. Sitzungsber. der Gesellsch. der naturf. Freunde, Berlin, Jahrg. 1909.
- Charles S. Minot and Ewing Taylor: Normal plates of the development of the rabbit (*Lepus cuniculus* L.). In: Fr. Keibel: Normen- tafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. V. Heft, Jena 1905.
- H. Müller: Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. I. Band, Gedrucktes. Zusammengestellt und herausgegeben von Otto Becker, Leipzig 1872.
- W. Müller: Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere. Beiträge zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe Carl Ludwig gewidmet. Leipzig 1874.
- M. Nussbaum: Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat., 57. Bd., 1901. Darin zitiert: O. Schultze: Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, Jahrg. 1900.
- Derselbe: Die Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., 58. Bd., 1901.
- C. Rabl: Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Drei Abhandlungen in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1898; Bd. 65, 1898—1899; Bd. 68, 1900. Die drei Abhandlungen zusammen als Buchausgabe bei W. Engelmann, Leipzig, 1900.
- Derselbe: Die Entwicklung des Gesichtes. I. Heft: Das Gesicht der Säugetiere, I. Leipzig 1902.
- Derselbe: Zur Frage nach der Entstehung des Glaskörpers. Anat. Anz., Bd. 22, 1903.
- A. W. af Schultén: Über die Beobachtungen des Augenhintergrundes unter hochgradiger Vergrößerung. Arch. f. Physiologie. Herausgeg. von E. du Bois-Reymond, Jahrg. 1882.
- G. Schwalbe: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887.
- R. Seefelder: Siehe bei L. Bach und R. Seefelder.
- Derselbe: Beiträge zur Histogenese und Histologie der Netzhaut, des Pigment- epithels und des Sehnerven. Graefes Arch. f. Ophthalmologie, Bd. 73, 1910.
- James Rollin Slonaker: A comparative study of the Area of acute Vision in Vertebrates. Journ. of Morphology, XIII. Vol., 1897.
- Annel von Szily: Zur Glaskörperfrage. Eine vorl. Mitteilung. Anat. Anz., 24. Bd., 1904.
- Derselbe: Über die Entstehung des melanotischen Pigmentes im Auge der Wirbeltierembryonen und in Chorioidealsarkomen. Arch. f. mikr. Anat., 77. Bd., I. Abteilung, 1911.
- Derselbe: Über die einleitenden Vorgänge bei der ersten Entstehung der Nervenfasern im Nervus opticus. Graefes Archiv f. Ophthalmologie, 81. Bd., 1912.

- D. Tretjakoff: Die vordere Augenhälfte des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 80. Bd., 1906.
- Hans Virchow: Über die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosch. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 35. Bd., 1881.
- Derselbe: Über die Glaskörper- und Netzhautgefässe des Aales. Morph. Jahrb., 7. Band, 1882.
- Derselbe: Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Habilitationsschrift, Berlin 1882.
- Derselbe: Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefässe im Glaskörperaum von Wirbeltieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Merkel-Bonnet: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, X. Bd., 1900. Wiesbaden 1901.
- H. Wilbrand und A. Saenger: Die Erkrankungen des Chiasmas. VI. Bd. der Neurologie des Auges. Wiesbaden 1915.
- J. Zürn: Vergleichend-histologische Untersuchungen über die Retina und Area centralis retinae der Haussäugetiere. Arch. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Jahrg. 1902, Supplement-Band.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X—XIII.

Tafel X.

Kaninchen: Äquatorialschnitte durch das linke Auge. Fig. 1—11 bei 155-facher Vergrößerung, Fig. 12 46 mal vergr., Fig. 13 360 mal vergr. Für alle Figuren gültige Bezeichnungen: o, u, n, t = oben, unten, nasal, temporal.

- Fig. 1. Kaninchen von 9 Tagen 7 Stunden. Stadium I meines Atlas zur Entwicklung des Gesichtes.
- Fig. 2. „ Etwas älterer Embryo. Stadium IV des Atlas.
- Fig. 3. „ 10 Tage und einige Stunden alt. Stadium V des Atlas.
- Fig. 4. „ Stadium VI des Atlas.
- Fig. 5. „ Stadium VII des Atlas.
- Fig. 6. „ Stadium VIII des Atlas. Embryo 11 Tage 2 Stunden alt.
e = Einstülpung der unteren Wand der Augenblase.
- Fig. 7. „ Stadium IX des Atlas.
- Fig. 8. „ Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 7.
- Fig. 9. „ Stadium XI des Atlas. Embryo ca. 12 Tage alt.
- Fig. 10. „ Stadium XIII des Atlas. Embryo ca. 12½ Tage alt.
- Fig. 11. „ Stadium XV des Atlas. Embryo ca. 13 Tage alt.
- Fig. 12. „ Embryo ca. 17 Tage alt. Scheitelsteisslänge (SS) = 20 mm. lp Levator palpebrae sup.; ob. i. M. obliquus inf.; ob. s. Obliquus sup.; ri Rect. inf.; rl Rect. lateralis; rm Rect. medialis; rs Rect. sup.
- Fig. 13. „ Aus dem Schnitt der Fig. 12: ein kleines Stück von der temporalen Seite, dicht unter dem horizontalen Meridian.
a = aussen, i = innen.

Tafel XI.

Schaf, Hund und Schwein.

Figuren 1—6. Schaf. Fig. 1—5 linkes Auge, 104fache Vergr. Fig. 6 rechtes Auge, 80fache Vergr.

Fig. 1. Schaf. NS = 8,6 mm, SS = 6,8 mm, Kopflänge = 5,8 mm.

Fig. 2. " NS = 9,2 mm, SS = 8,2 mm, Kopflänge = 6,0 mm. Randkerben.

Fig. 3. " Aus derselben Serie. Augenhintergrund.

Fig. 4. " NS = 10,3 mm, SS = 8,8 mm, Kopflänge = 6,6 mm.

Fig. 5. " NS = 12,4 mm, SS = 12,0 mm.

Fig. 6. " NS = 15,0 mm, SS = 17,6 mm. Rechtes Auge. Da aber der Kopf von der linken zur rechten Seite geschnitten ist, erscheint die Zeichnung gleich orientiert, wie von einem linken Auge, das von aussen nach innen geschnitten ist.

Figuren 7—11. Hund. Fig. 7—10. Linkes Auge von der lateralen zur medialen Seite geschnitten; Fig. 11 rechtes Auge von der medialen zur lateralen Seite geschnitten. Vergr. bei allen Figuren 104 mal.

Fig. 7. Hund. Kopflänge des Embryo = 5,5 mm. Der Embryo steht in Beziehung auf seine Entwicklung zwischen Stadium IX und X des Kaninchens (Atlas zur Gesichtsentwicklung).

Fig. 8. " Kopflänge = 6,0 mm. Der Embryo entspricht einem Kaninchenembryo vom Stadium XI (Atlas zur Gesichtsentwicklung).

Fig. 9. " Kopflänge = 7,6 mm. Der Embryo entspricht einem Kaninchenembryo vom Stadium XIV. (Die SS des Hundeembryo betrug 10,0 mm, die NS 10,5 mm.)

Fig. 10. " Aus derselben Serie wie der vorige Schnitt, nur mehr medial.

Fig. 11. " SS = 14,0 mm, NS = 13,3 mm.

Figuren 12—18. Schwein. Vergr. = 104 fach.

Fig. 12. Schwein. Ca. 21 Tage alter Embryo aus dem Stadium II des Atlas zur Gesichtsentwicklung. NS = 10,0 mm, SS = 9,0 mm.

Fig. 13. " Aus dem Stadium IV des Atlas zur Gesichtsentwicklung. NS = 12,4 mm, SS = 12,9 mm. Vierter Schnitt, der die Augenblase trifft. Am weitesten nach aussen liegt der mittlere Teil, der die grosse Höhle enthält. Der Schnitt geht durch die Pars caeca retinae.

Fig. 14. " Aus derselben Serie. Der sechste Schnitt medial vom vorigen (Fig. 13).

Fig. 15. " Aus derselben Serie. Der fünfte Schnitt medial vom vorigen. Die Spalte schliesst sich auf dem dritten Schnitt medial von dem der Fig. 14 und bleibt auf sieben Schnitten geschlossen.

Fig. 16. " Aus derselben Serie, etwas weiter medial. Augenhintergrund.

Fig. 17. " Aus derselben Serie. Nahe dem hinteren Pol der Augenblase.

Fig. 18. Schwein. Aus derselben Serie. Der dritte Schnitt nach einwärts von dem vorigen (Fig. 17). Unmittelbar nach innen von der Augenblase, durch den Augenblasenstiel.

Mensch.

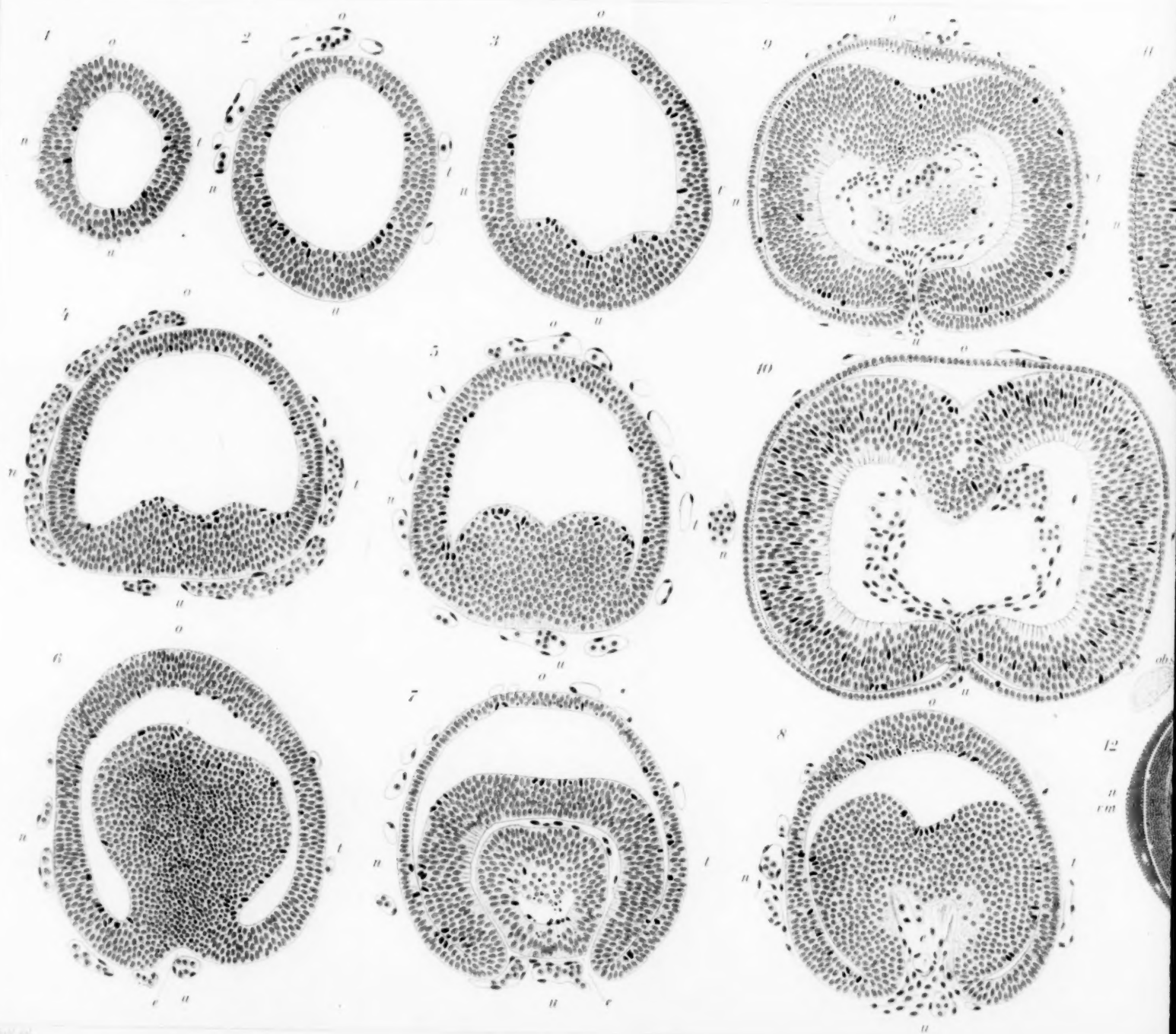
Tafel XII.

- Fig. 1. Schnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo aus dem Ende der vierten oder Anfang der fünften Woche. NS = 8,3 mm. Abgebildet im Atlas zur Entwicklungsgeschichte des Gesichtes auf Tafel VII, Fig. 6—10. Der Embryo steht ungefähr auf derselben Entwicklungsstufe wie der Kaninchenembryo des Stadiums IX, dem die Schnitte der Figuren 7 und 8 auf Taf. X entnommen sind. — Derselbe Schnitt ist bei Bach und Seefelder (siehe Literaturverzeichnis) auf Taf. VII, Fig. 5 abgebildet. Vergr. 150.
- Fig. 2. Aus derselben Serie, weiter einwärts. Vergr. 150.
- Fig. 3. Aus derselben Serie, noch weiter einwärts. Vergr. 150. Erklärung des Bildes im Text.
- Fig. 4. Schnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo von ca. 34—35 Tagen. SS = 14,0 mm, NS = 13,5 mm, Kopfänge = 10,0 mm. Vergr. 104.
- Fig. 5. Durch den Augenblasenstiel desselben Embryo. Vergr. 104.
- Fig. 6. Menschlicher Embryo von 31 mm SS. Ziemlich genau in der Ebene des Äquators. Vergr. 46.
- Fig. 7. Nervus opticus desselben Auges. Vergr. 155.
- Fig. 8. Stück aus der nasalen Hälfte (n) des Schnittes der Fig. 6. Vergr. 300. (i = innen, a = aussen.)

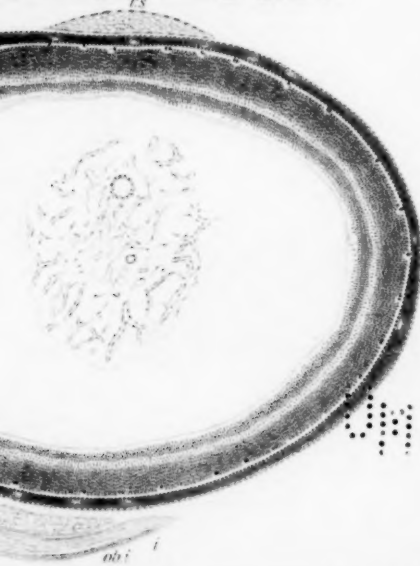
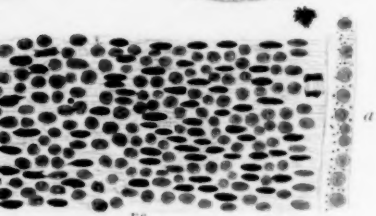
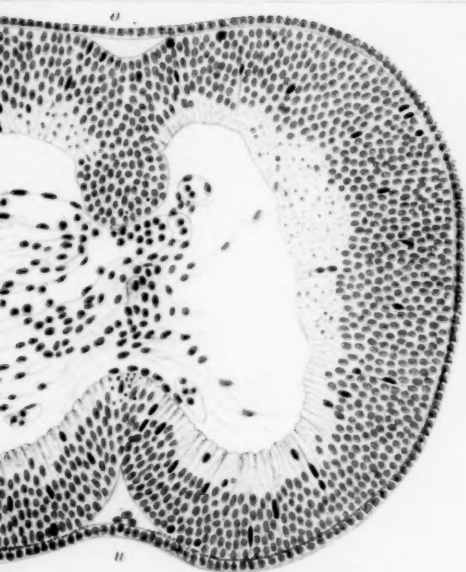
Tafel XIII.

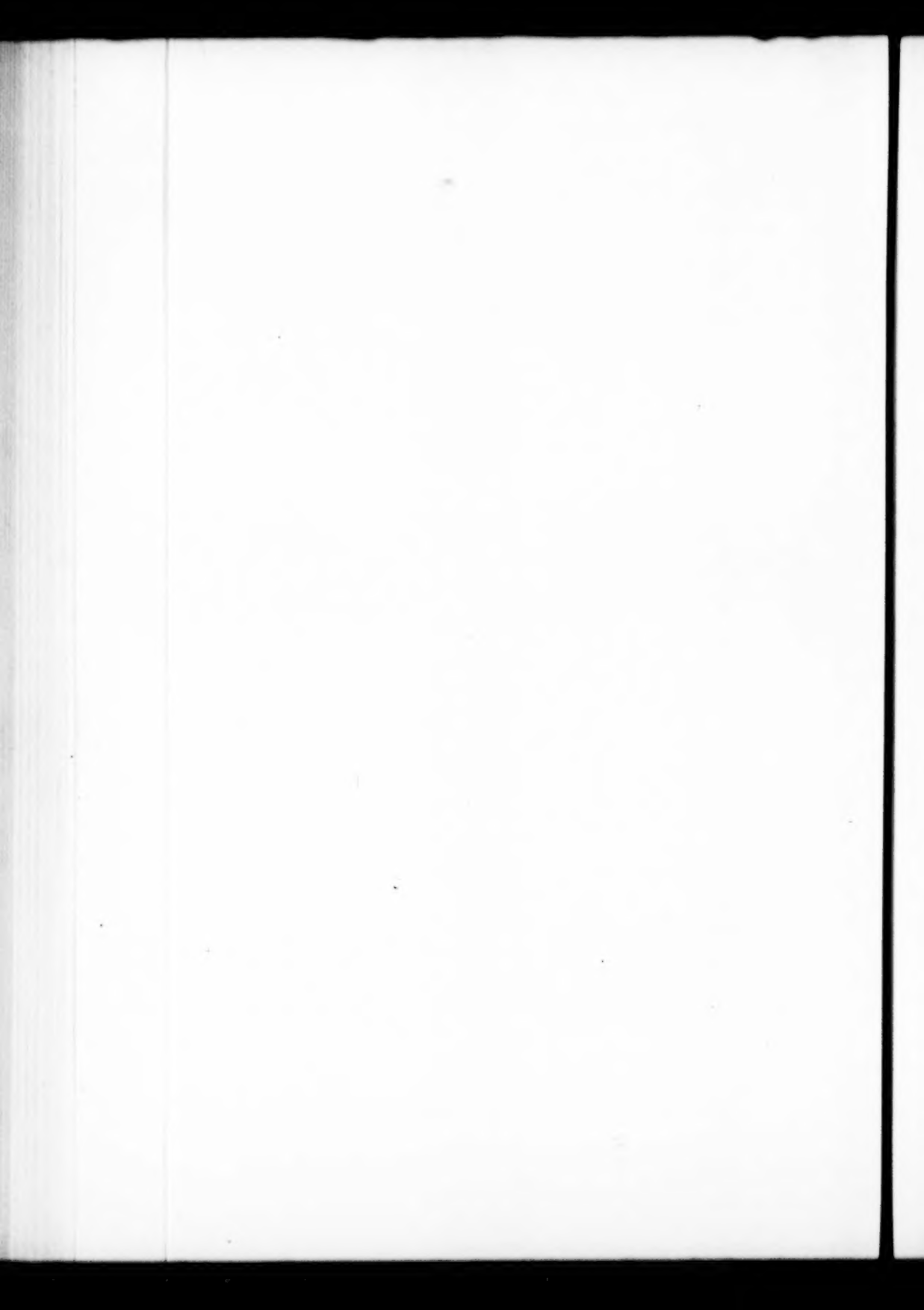
Pristiurus, Torpedo, Acipenser, Axolotl, Huhn.

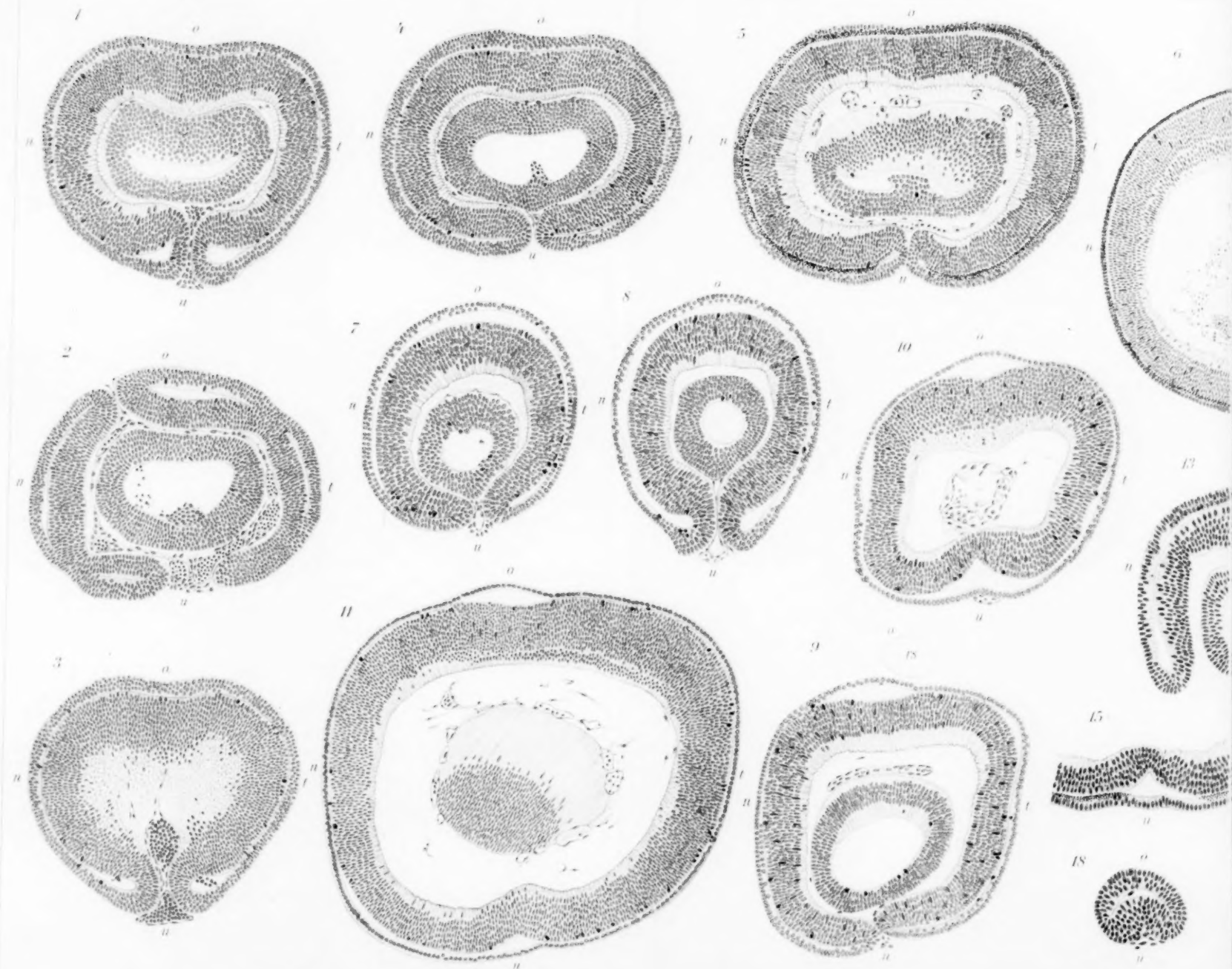
- Fig. 1 und 2. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von *Pristiurus melanostomus* mit ungefähr 83 Urvirbeln. Die Schnitte zeigen die Randkerben. Vergr. 155.
- Fig. 3. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von *Torpedo ocellata* von 21 mm Länge. Vergr. 80.
- Fig. 4. Aus einer Querschnittserie durch eine eben ausgeschlüpfte Larve von *Acipenser sturio*. Vergr. 155.
- Fig. 5. Aus einer Horizontalschnittserie durch eine eben ausgeschlüpfte Larve von *Acipenser sturio*. Vergr. 155.
- Fig. 6 und 7. Aus einer Sagittalschnittserie durch eine eben ausgeschlüpfte Larve von *Acipenser sturio*. Vergr. 155. Fig. 7 zeigt den zweiten Schnitt medianwärts von dem der Fig. 6.
- Fig. 8. Aus einer Sagittalschnittserie durch eine sechs Tage alte Larve von *Acipenser sturio*. Vergr. 155.
- Fig. 9. Aus einer etwas schief geführten Sagittalschnittserie durch den Kopf einer jungen Axolotllarve. Vergr. 155.
- Fig. 10. Huhn. 3 Tage 22 Stunden alt. Vergr. 15.
- Fig. 11. Huhn. 4 Tage 6 Stunden alt. Vergr. 15.

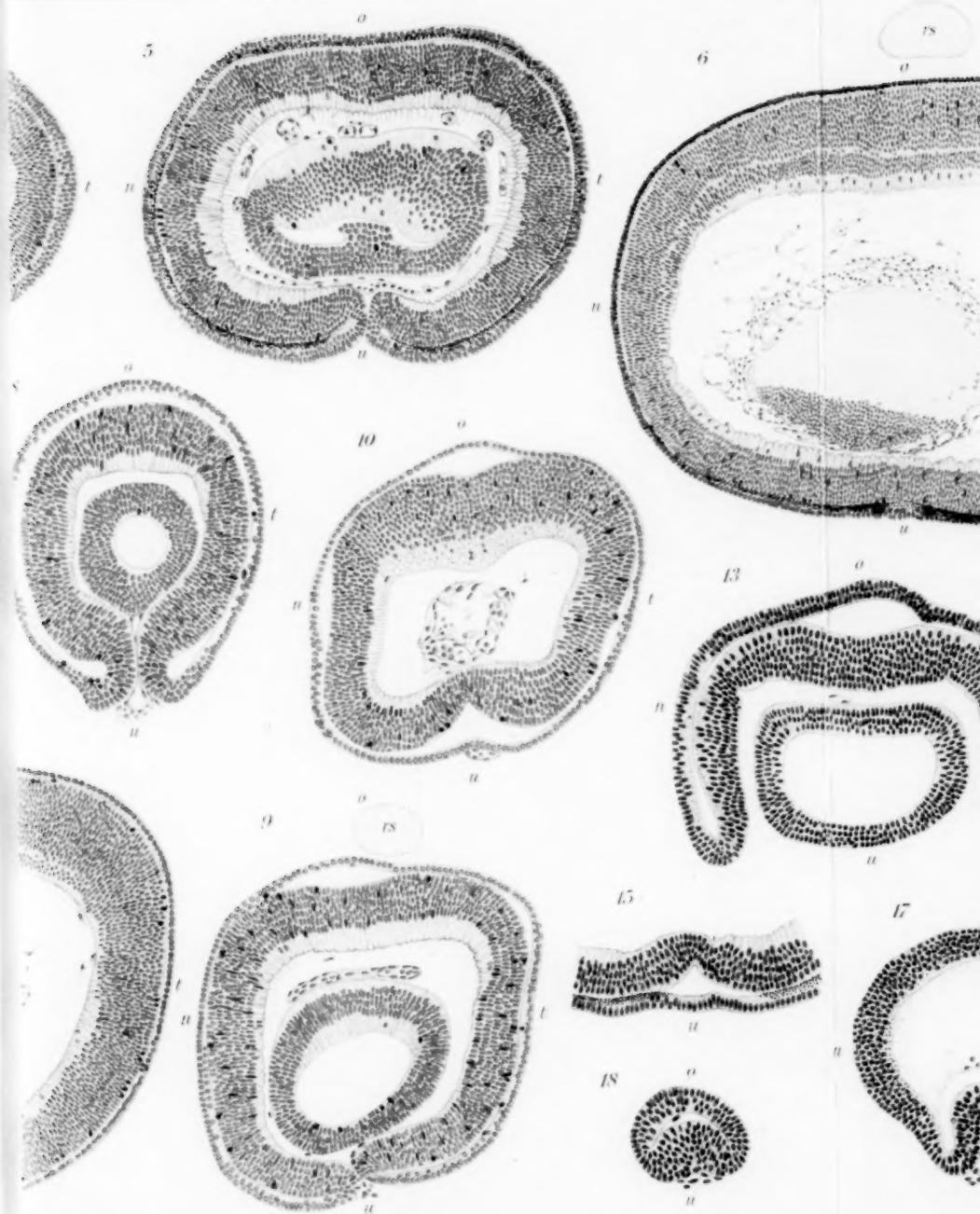




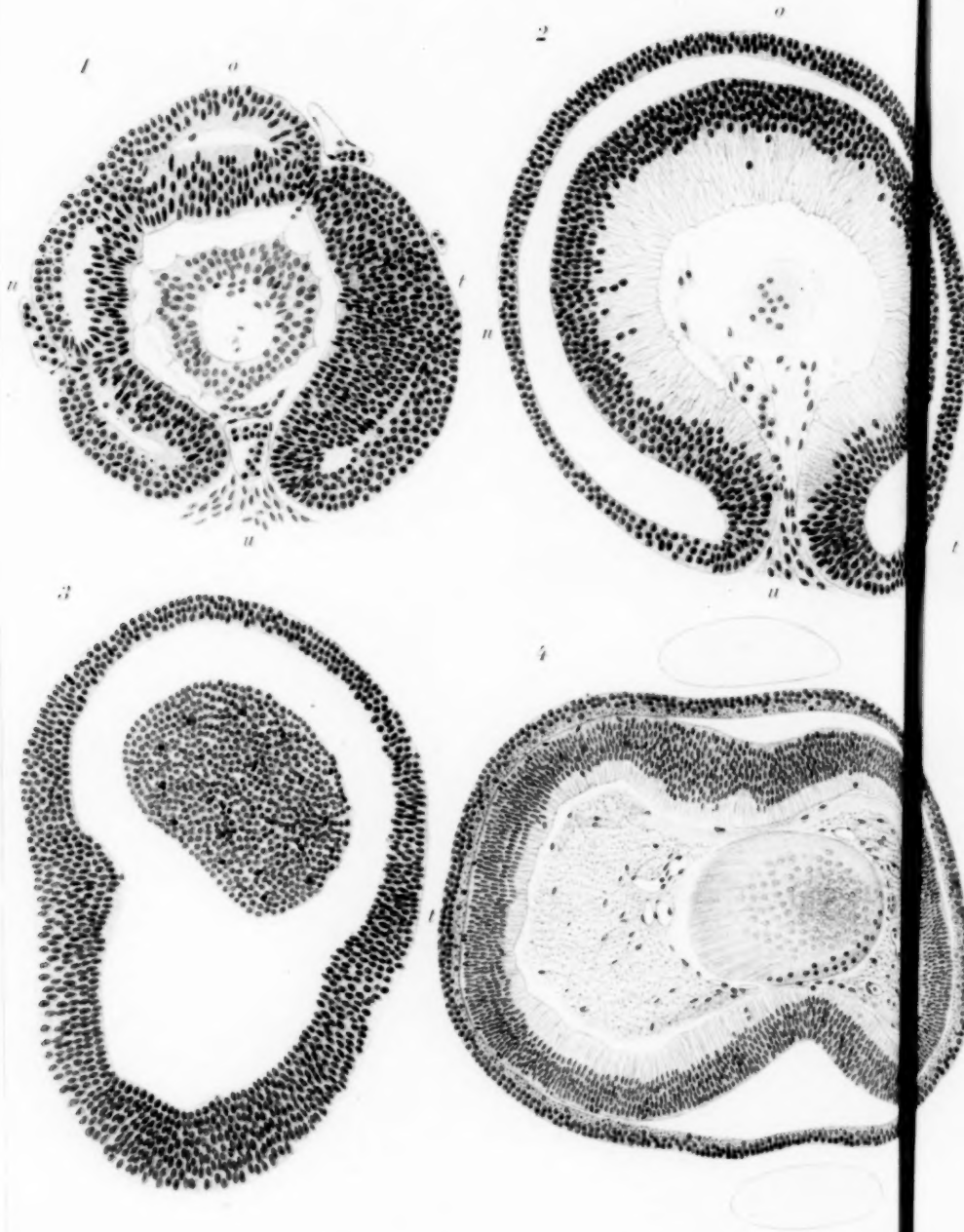


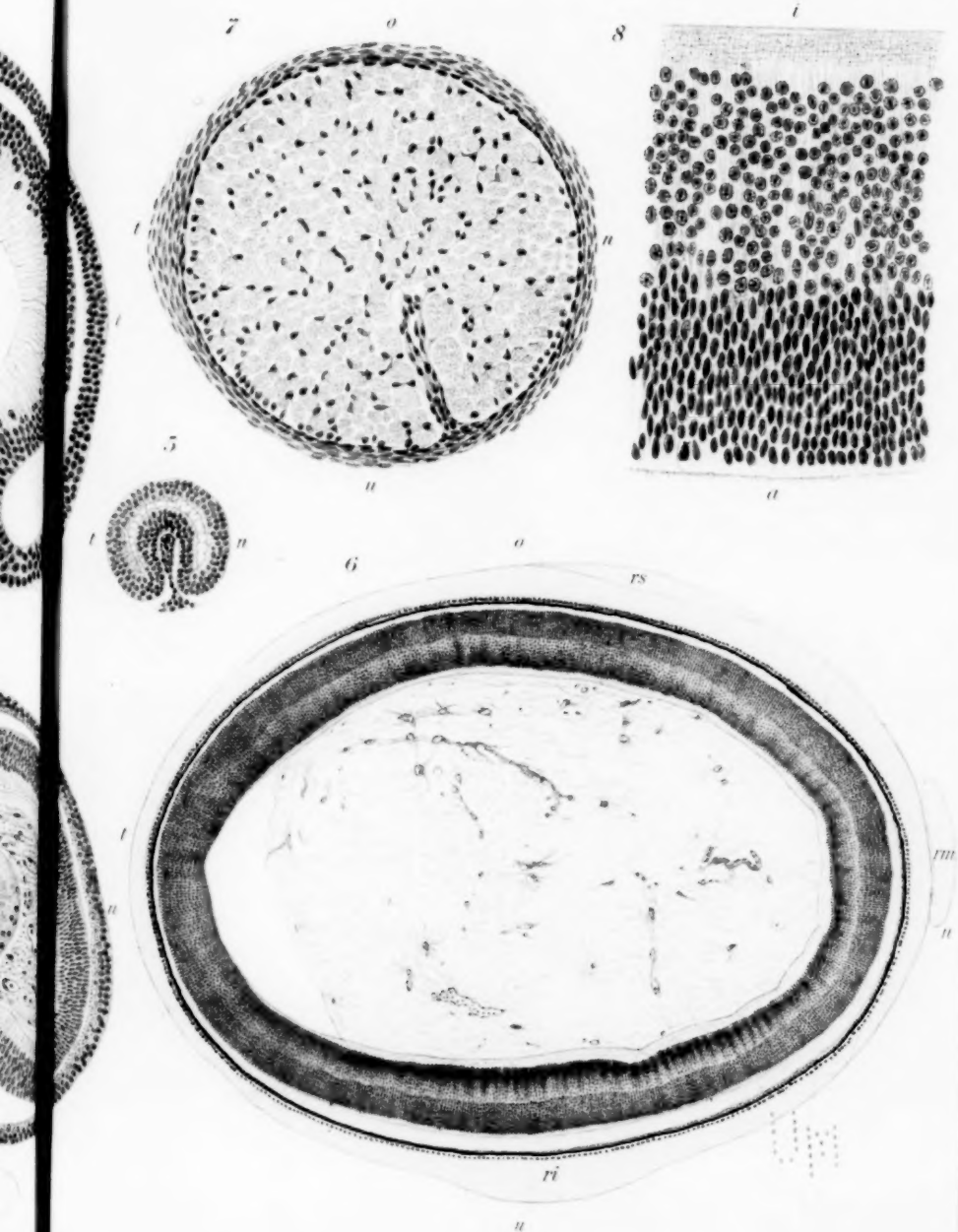


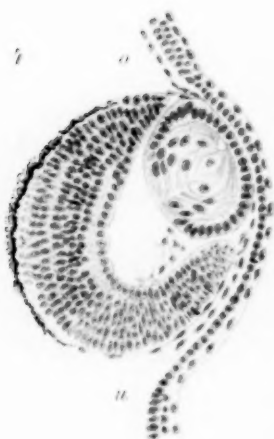








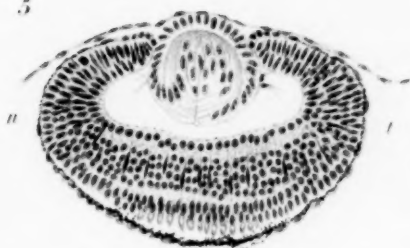




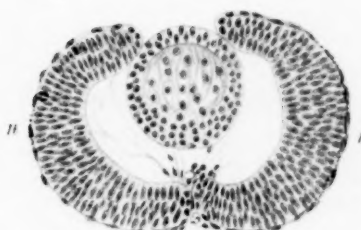
II



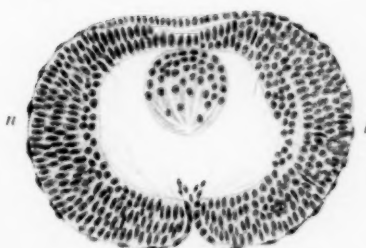
5



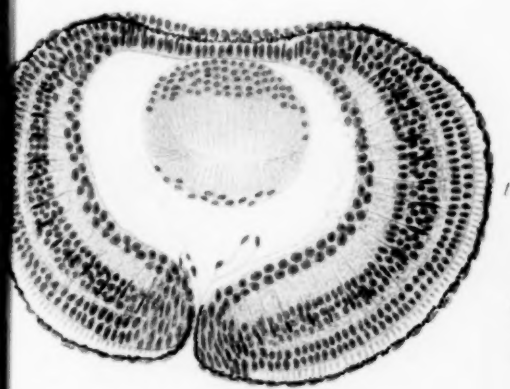
6



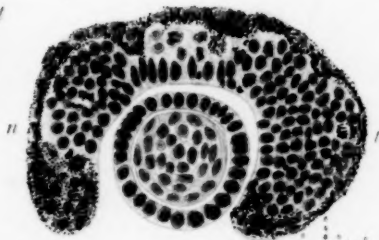
7



8



9



10